

THÈSE

présentée

A LA FACULTE DES SCIENCES D'ORSAY
UNIVERSITE DE PARIS

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

par

Gisèle VATTIER-BERNARD

CONTRIBUTION A L'ETUDE SYSTEMATIQUE ET BIOLOGIQUE
DES PHLEBOTOMES CAVERNICOLES EN AFRIQUE INTERTROPICALE

Soutenue le juin 1970 devant la Commission d'Examen

Jury	{	MM. BERGERARD	Président
		PAULIAN	} Examineurs
		DELAMARE-DEBOUTTEVILLE	
		LE BERRE	

O. R. S. T. O. M.

PARIS

1970



Contribution à l'étude systématique et biologique des Phlébotomes cavernicoles en Afrique intertropicale (1)

1^{re} partie *

par

G. VATTIER-BERNARD (2)

RÉSUMÉ.

Ce travail comprend :

— *une étude systématique et morphologique des Phlébotomes cavernicoles vivant au Congo-Brazzaville. Adultes et stades préimaginaux de Spelaephlebotomus gigas et de Phlebotomus mirabilis sont décrits ;*

— *une mise au point de la répartition géographique des huit espèces de Phlébotomes cavernicoles africains.*

Diverses techniques (capture, élevage...) sont décrites.

ABSTRACT.

This work includes :

— *a systematical and morphological study of the cavernicolous sandflies from the Congo. The adults and the immature stages of Spelaephlebotomus gigas and Phlebotomus mirabilis are described ;*

— *the geographical distribution of the cavernicolous African sandflies (eight species).*

Different methods (capture, rearing...) are given.

INTRODUCTION

1. — TECHNIQUES D'ETUDES

1.1. — CAPTURE	p. 179
1.1.1. — adultes	p. 179
1.1.2. — larves et nymphes	p. 179

(1) Ce sujet a fait l'objet d'une Thèse de Doctorat d'Etat soutenue le 27 juin 1970 à la Faculté des Sciences d'Orsay (n° d'enregistrement aux Archives du C.N.R.S. : A.O. 4973). Jury : MM. BERGERARD (Président), DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (Rapporteur), PAULIAN et LE BERRE.

(2) Entomologiste médicale de l'O.R.S.T.O.M.

* La seconde partie de cette étude paraîtra dans les Cahiers O.R.S.T.O.M., série Entomologie médicale et Parasitologie, vol. VIII, n° 3, 1970 et comprendra la bibliographie du travail.

1.2. — INSTALLATIONS NÉCESSAIRES A L'ÉTUDE BIOLOGIQUE : ÉQUIPEMENT DU LABORATOIRE SOUTERRAIN DE BITORRI	p. 180
1.3. — MÉTHODES D'ÉLEVAGE	p. 183
1.3.1. — pour les espèces cavernicoles (adultes ; larves ; rythme des observations ; critique de la méthode)	p. 183
1.3.2. — pour les espèces épigées	p. 187
1.4. — ÉTUDE MORPHOLOGIQUE, SYSTÉMATIQUE ET ANATOMIQUE	p. 187
1.4.1. — montage	p. 187
1.4.2. — dissection	p. 187
1.4.3. — étude des parasites	p. 188
1.5. — DIFFICULTÉS RENCONTRÉES	p. 188
1.5.1. — difficultés dues aux Phlébotomes	p. 188
1.5.2. — difficultés dues aux Microchiroptères	p. 188
2. — ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET SYSTEMATIQUE.	
Généralités	p. 189
2.1. — DESCRIPTION DES ADULTES	p. 190
2.1.1. — <i>Phlebotomus mirabilis</i> Parrot et Wanson, 1939	p. 190
2.1.2. — <i>Spelaophlebotomus gigas</i> Parrot et Schwetz, 1937	p. 194
2.1.3. — conclusion	p. 198
2.2. — DESCRIPTION DES STADES PRÉIMAGINAUX	p. 198
2.2.1. — l'œuf chez <i>Phlebotomus mirabilis</i> et <i>Spelaophlebotomus gigas</i> ..	p. 198
2.2.2. — la larve	p. 199
2.2.2.1. — <i>Phlebotomus mirabilis</i> (description de la larve au stade IV ; caractères permettant la différenciation des stades larvaires ; caractéristiques morphologiques de la larve de <i>Phlebotomus mirabilis</i>)	p. 199
2.2.2.2. — <i>Spelaophlebotomus gigas</i> (description de la larve au stade IV ; description de la larve au stade I ; caractéristiques morphologiques de la larve de <i>Spelaophlebotomus gigas</i>)	p. 206
2.2.3. — la nymphe ..	p. 214
2.2.3.1. — description des nymphes de <i>Phlebotomus mirabilis</i> et <i>Spelaophlebotomus gigas</i>	p. 214
2.2.3.2. — caractéristiques morphologiques de ces nymphes	p. 217
3. — RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE.	
3.1. — RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES PAR L'AUTEUR	p. 220
3.1.1. — <i>Spelaophlebotomus gigas</i> (rappel bibliographique ; observations personnelles)	p. 220
3.1.2. — <i>Phlebotomus mirabilis</i> (rappel bibliographique ; observations personnelles)	p. 224
3.1.3. — <i>Phlebotomus emilii</i>	p. 225
3.1.4. — <i>Phlebotomus moucheti</i>	p. 225
3.2. — RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES AUTRES ESPÈCES CONNUES EN AFRIQUE	p. 225
3.2.1. — <i>Phlebotomus darlingi</i>	p. 225
3.2.2. — <i>Phlebotomus balmicola</i>	p. 228
3.2.3. — <i>Phlebotomus somaliensis</i>	p. 228
3.2.4. — <i>Phlebotomus crypticola</i>	p. 228
3.3. — PHLÉBOTOMES CAVERNICOLES DES AUTRES PARTIES DU MONDE	p. 229
CONCLUSION	p. 229

INTRODUCTION

Etant donné la grande variété des êtres vivant dans les cavernes et la complexité de leurs biotopes, les biospéléologues depuis plus d'un siècle ont proposé diverses classifications écologiques : SCHIÖDTE 1849, SCHINER 1854, JOSEPH 1882, RACOVITZA 1907, HESSE 1924, THIENEMANN 1926, DUDICH 1932.

Celle de SCHINER (1854), revue par RACOVITZA (1907), a largement prévalu parce que rationnelle et commode à l'usage. Elle est utilisée par la plupart des biospéléologues contemporains (JEANNEL, 1943, LELEUP 1956, VANDEL 1964).

Rappelons que cette classification distingue trois catégories : les troglloxènes, les troglaphiles et les troglobies que JEANNEL, puis LELEUP définissent comme suit :

— les troglloxènes : « hôtes occasionnels des cavernes y pénétrant pour des raisons diverses, mais n'y accomplissant pas tout leur cycle évolutif. Bon nombre de troglloxènes font partie de l'association des parois dite « association pariétale », tels, en Europe, certains Lépidoptères nocturnes, des Diptères, etc... ».

— les troglaphiles : « espèces fréquentant les grottes, y vivant et s'y reproduisant, mais se retrouvant également à tous les stades dans le domaine épigé où ils peuplent les biotopes sombres, humides. Une partie de l'association pariétale et la grande majorité de la faune du guano sont des troglaphiles ».

— les troglobies enfin : « espèces rigoureusement inféodées aux grottes et ne se trouvant donc jamais en dehors de celles-ci ».

Les travaux et recherches des auteurs récents et en particulier de JEANNEL, VANDEL et LELEUP montrent que cette classification est d'application parfois délicate en milieu tropical humide et laisse souvent le biologiste dans l'embarras.

Deux raisons principales en sont la cause.

La première a été parfaitement énoncée par VANDEL (1964) lorsqu'il écrit que : « Ce serait une grave erreur de croire à l'existence d'une barrière étanche séparant le monde souterrain des milieux de surface. Il apparaît aujourd'hui de plus en plus clairement que les faunes souterraines sont réunies aux formes de surface par d'insensibles intermédiaires... Les types cavernicoles strictement inféodés au milieu souterrain ne constituent qu'un cas limite. »

Cette observation, valable quels que soient la latitude et le groupe zoologique considérés, l'est davantage encore en région tropicale humide. Les conditions climatiques, en effet, y rendent moins sensibles qu'en région tempérée les différences entre le milieu cavernicole et le milieu extérieur et, de ce fait, facilitent les migrations de peuplement entre certains biotopes. Les études de DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (1950) et de LELEUP (1965) sur les « interdépendances » des peuplements du sol et des biotopes annexes : terriers, termitières, grottes, sols suspendus, etc... sont, à ce sujet, particulièrement enrichissantes.

La seconde tient au fait qu'en région tropicale humide, les cavernicoles semblent être en presque totalité des cavernicoles récents, capturés depuis peu dans un milieu extérieur depuis longtemps relativement constant, et, appartenant « vraisemblablement à des lignées dont de nombreux éléments vivent en dehors du milieu cavernicole » (LELEUP, 1965). Ils présentent d'ailleurs dans l'ensemble très peu de caractères morphologiques témoignant d'une évolution régressive. En région tempérée, au contraire, la plupart des cavernicoles seraient des cavernicoles anciens, restes d'une faune décimée par de lointains bouleversements climatiques et pour lesquels le refuge dans les grottes fut le seul moyen de survivre. Beaucoup d'entre eux présentent des caractères très nets d'évolution régressive liés à la troglobiose.

Dans ces conditions, l'étude détaillée d'un groupe d'Insectes montrant en région tropicale humide une tendance à la vie cavernicole pouvait prendre un intérêt particulier. Elle pouvait, en effet, aider à définir l'écologie et les adaptations des cavernicoles sous les conditions des tropiques et apporter quelques lumières à la fois sur l'origine de la troglaphilie et ses conséquences.

La découverte d'une riche faune de Phlébotomes cavernicoles au Congo nous a amenée à étudier depuis 1964 le problème de la formation des faunes cavernicoles tropicales à partir de ce matériel délicat, mais d'un exceptionnel intérêt.

Les Phlébotomes, par leurs tendances obscuricoles, constituent en effet un groupe de choix pour de telles études. Ce sont de petits Diptères très sensibles au vent et aux courants d'air. Mauvais voiliers, ils ne se déplacent que si l'air est calme. Ils fréquentent les endroits obscurs et abrités : caves, sous-sols, couloirs étroits, cases sombres, W.C., troncs d'arbres creux, abris sous roches, etc... Certaines espèces, dites pholéophiles (FALCOZ, 1914) colonisent les nids et les terriers, comme ceux de *Rhombomys opimus* en U.R.S.S. par exemple (DOLMATOVA, 1963). Certaines espèces s'installent dans des termitières ; citons *Lutzomyia termitophila* que MARTINS (1964) a décrit du Brésil, *Phlebotomus rodhaini* recueilli au Kenya (ABONNENC, 1967) ou les *Phlebotomus* sp. récoltés par GRASSÉ (communication personnelle) dans l'exoécie de termitière au Gabon.

Les Phlébotomes s'installent toujours dans des endroits où les facteurs climatiques (température, humidité relative...) présentent une certaine stabilité et où la ventilation est faible. Les terriers, les termitières, les grottes plus que tout autre biotope offrent cette « constance du milieu » qui selon VANDEL (1964) est recherchée par des lignées au pouvoir d'autorégulation réduit.

Les larves de Phlébotomes sont généralement saprophages ou coprophages. Elles se développent dans des milieux riches en matière organique. Or, les grottes offrent une masse abondante d'aliments favorables au développement des stades préimaginaux des Phlébotomes grâce aux déjections des Microchiroptères mêlées parfois à des débris végétaux divers (VATTIER et ADAM, 1966).

Le premier Phlébotome cavernicole africain fut décrit en 1937 (PARROT et SCHWETZ). Cinq autres espèces furent découvertes entre 1939 et 1959. Aucune étude sur la biologie de ces espèces ne fut faite alors. Seuls à notre connaissance, WANSON et LEBIED (1946) avaient écrit quelques notes sur « L'habitat des Phlébotomes cavernicoles de Thysville (Congo Belge) ». Les stades préimaginaux étaient inconnus ; ils le restent d'ailleurs encore pour la plupart des espèces.

Trois espèces, *Spelaeophlebotomus gigas* Parrot et Schwetz, 1937, *Phlebotomus mirabilis* Parrot et Wanson, 1939 et *Phlebotomus emilii* Vattier, 1966, vivent au Congo-Brazzaville et ont fait l'objet de nos recherches.

Une étude écologique et biologique de *S. gigas* et de *P. mirabilis* a pu être entreprise grâce aux importantes colonies que ces espèces constituent dans certaines cavités. La plupart de nos observations et de nos récoltes ont été faites, en effet, dans les grottes de Meyya-Nzouari et de Meyya II dans la région de Kindamba (Fig. 23 et 24 au chap. III) et dans la grotte de Doumboula près de Loudima (Fig. 23 et 25).

Des élevages de *S. gigas* et de *P. mirabilis* ont été réalisés dans la grotte-laboratoire de Bitorri, située à proximité de la grande grotte de Meyya-Nzouari (Fig. 24). Quelques expériences ont été faites dans la grotte de Doumboula.

Enfin, l'élevage de *P. schwetzi* Adler, Theodor et Parrot, 1929, entrepris au laboratoire d'Entomologie médicale de l'O.R.S.T.O.M. à Brazzaville nous permet, à la fin de ce travail, d'établir des comparaisons entre la biologie des espèces cavernicoles et celle d'une espèce épigée largement répandue en Afrique.

1. TECHNIQUES D'ÉTUDE

Nous exposons dans ce chapitre les différentes méthodes et techniques qui ont permis d'étudier quelques aspects de la biologie de certains Phlébotomes cavernicoles africains : *Phlebotomus mirabilis* Parrot et Wanson, 1939, et *Spelaeophlebotomus gigas* Parrot et Schwetz, 1937.

L'étude biologique et écologique des Phlébotomes cavernicoles n'ayant jamais été abordée jusqu'à maintenant et les méthodes préconisées pour les espèces épigées

se révélant généralement peu satisfaisantes, il nous a fallu trouver, petit à petit, des techniques appropriées.

Après plusieurs échecs et des tâtonnements, nous avons réussi en particulier à mettre au point des techniques d'élevage permettant d'obtenir le cycle complet de *Phlebotomus mirabilis* et une partie du cycle de *Spelaeophlebotomus gigas*.

1.1. Capture.

1.1.1. — DES ADULTES.

A la main.

Aspirateur, tubes à essai avec tampons de coton furent tout d'abord utilisés ; mais ces procédés entraînaient chez les Phlébotomes une certaine mortalité par traumatisme. Aussi le tube à fond plat (longueur = 60 mm, diamètre = 12 mm), fermé par un bouchon en liège, fut-il rapidement et définitivement adopté pour toute capture, à la main, de Phlébotomes vivants. Cette technique de récolte nécessite certes autant de tubes que de Phlébotomes ; mais la mortalité est nulle.

L'aspirateur fut cependant utilisé dans certaines grottes hébergeant des populations phlébotomiennes très nettement photophobes.

Pour les récoltes, comme pour toutes nos prospections de grottes en région intertropicale, nous avons utilisé pour éclairage la lampe électrique frontale. Celle-ci présente certains avantages : elle n'émet pas d'odeur susceptible de repousser les Phlébotomes ; elle est relativement légère et n'impose pas l'emploi d'un casque, ce qui est appréciable dans des grottes où règne une température de 24 °C et une humidité relative de 100 % ; enfin elle n'élève pas de façon appréciable la température des cavités, ce qui n'est pas le cas pour l'acétylène d'emploi par ailleurs si pratique.

Au piège lumineux.

Nous avons eu l'occasion, dans un but d'inventaire, d'utiliser, à plusieurs reprises, des pièges lumineux pour récolter non seulement des Phlébotomes mais tous les insectes susceptibles de présenter une phototaxie positive.

Etant donné la difficulté d'accès de la plupart des grottes, les pièges employés devaient répondre à un certain nombre d'exigences : être de taille réduite, légers et peu fragiles, et permettre d'utiliser divers types de radiations lumineuses.

Après quelques tâtonnements, Jean-Paul ADAM mit au point un dispositif très simple (G. VATTIER et J.-P. ADAM, 1966). Ce piège est constitué par un « moule à savarin » en aluminium dont l'orifice est occupé soit par une ampoule à filament de tungstène de 75 à 150 watts, soit par une ampoule à lumière noire, soit par une ampoule à ultra-violet de 250 watts. La cavité torique du moule est à demi remplie d'alcool à 70° où se noient les insectes attirés.

Malheureusement, ce système de piège lumineux, très valable pour d'autres familles de Diptères, tels certains *Ceratopogonidae*, n'a jamais attiré vraiment les Phlébotomes.

Des résultats beaucoup plus satisfaisants ont été obtenus par J.-P. ADAM, en Haute-Volta, dans la grotte de Pala, et par F. LEPONT, dans certaines grottes du Congo avec le piège C.D.C. (SUDIA & CHAMBERLAIN, 1962).

La lampe utilisée dans ce piège donne un très faible éclairage qui convient vraisemblablement mieux aux Phlébotomes que les lumières trop violentes des pièges précédemment cités. Un système d'aspiration entraîne les Insectes dans une nasse en tulle moustiquaire. Ce piège bien connu est démontable, facile à transporter et s'alimente avec une batterie de 6 volts.

Avec des papiers collants.

Nous n'avons jamais utilisé cette méthode classique et couramment employée, car nous avons surtout cherché à capturer des Phlébotomes vivants.

1.1.2. — DES LARVES ET DES NYMPHES.

Ces stades préimaginaux sont généralement difficiles à découvrir et à récolter ; cette difficulté varie suivant l'espèce et le type de gîte.

Il est relativement aisé de recueillir des larves et des nymphes de *P. mirabilis* dans les grottes de Meya-Nzouari et de Doumboula. Les gîtes larvaires de cette espèce y sont particulièrement riches. Il suffit donc, une fois ces gîtes repérés, de prélever un échantillon de la terre meuble qui les constitue et d'examiner celui-ci à la loupe binoculaire. On aperçoit alors assez rapidement des larves qui se déplacent. Afin de prélever celles-ci sans les blesser, il est recommandé d'utiliser un instrument adéquat : format réduit de petite cuiller métallique ou en plastique (couvert de poupée par exemple).

La récolte des stades préimaginaux de *S. gigas* est beaucoup plus difficile, car ceux-ci vivent, plus souvent, semble-t-il, à la surface du rocher que dans la terre meuble. En conséquence, pour s'en procurer, il faut les voir en place à l'œil nu. Bien que cette espèce soit d'une taille particulièrement grande pour un phlébotome, cela nécessite du récolteur une excellente vue. C'est à F. LEPOINT, Technicien du laboratoire d'Entomologie Médicale de l'O.R.S.T.O.M. à Brazzaville, que nous devons la découverte des gîtes larvaires de cette espèce.

1.2. Installations nécessaires à l'étude biologique : équipement du laboratoire souterrain de Bitorri (fig. 1).

E. A. MARTEL écrivait en 1894 : « Les cavernes et les abîmes sont des laboratoires naturels tout prêts pour d'innombrables et curieuses études. » Soixante-dix ans plus tard, VANDEL (1964) faisant l'historique des moyens et des méthodes de la biospéléologie, nous dit : « Il apparaît donc que la vraie solution consiste à poursuivre les élevages dans une grotte naturelle ; autrement dit, à aménager des cavités souterraines en laboratoire. »

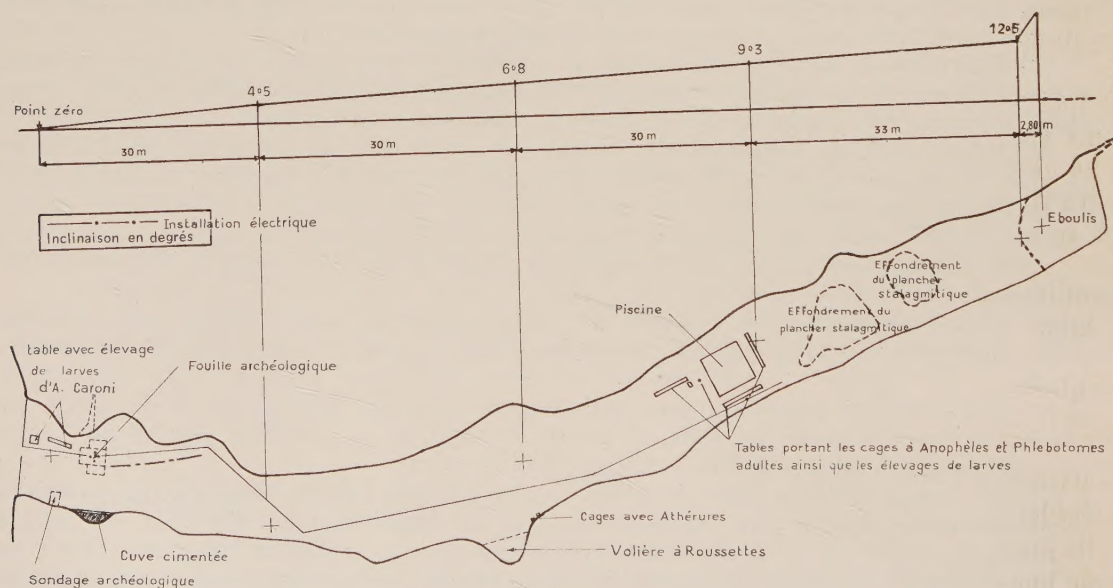


FIG. 1. — Plan de la grotte-laboratoire de Bitorri.

Un laboratoire souterrain nous était effectivement indispensable pour réussir nos élevages et mener à bien notre étude biologique.

Un premier laboratoire fut aménagé dans la grotte de Meya-Nzouari (J.-P. ADAM et G. VATTIER, 1964) en 1963. Mais nos nombreuses incursions et nos stations prolongées dans cette grotte dérangent les Chiroptères qui, peu à peu, s'en allaient. Bref, l'équilibre de cette cavité, pourtant très riche tant en Chiroptères qu'en Diptères hématophages, était menacé. Par ailleurs, le travail dans ce laboratoire était très malaisé, car nous ne pouvions nous y tenir debout.

La découverte d'une seconde grotte à proximité de la précédente, dite grotte de Bitorri, allait nous offrir de nouvelles possibilités.

Cette grotte s'ouvre à la base d'une falaise de quatre ou cinq mètres de hauteur formant le bord de la terrasse supérieure de la vallée de la Louolo (photo 1).

Une sorte de balcon de deux à quatre mètres de large, d'où l'on domine le fond de la vallée, précède l'entrée de la grotte qui se présente comme un porche surbaissé, de forme irrégulière, ayant neuf mètres environ de longueur et quatre mètres dans sa partie la plus haute.

À cette entrée, succède une galerie de 150 mètres de longueur environ et d'une dizaine de mètres de largeur, dont le tracé général est presque rectiligne, légèrement incurvé vers la gauche.

Dans les deux premiers tiers de la grotte, le calcaire est compact et homogène ; le sol est subhorizontal et très uni ; c'est un plancher stalagmitique. Des niches parfois importantes sont creusées dans les parois. Dans le dernier tiers de la galerie, le calcaire est altéré ; le sol, après un petit aven d'effondrement, remonte sensiblement puis est encombré par un éboulis de blocs qui obstrue la galerie.

La voûte est irrégulière, mais permet une progression debout aisée. Elle est creusée de trous, parfois profonds, qui se présentent comme des sortes de « marmites de géants » inversées. À noter, enfin, en différents endroits de la voûte, la présence de voies d'infiltration d'eau.

Cette grotte de Bitorri nous offrait donc, de par sa situation et sa conformation un certain nombre d'avantages non négligeables, à savoir : accès aisé à partir de notre camp de surface (400 mètres environ de piste carrossable), hauteur de voûte suffisante et sol subhorizontal, presque partout recouvert de dalles stalagmitées, rendant possible la circulation debout et facilitant l'installation de tables de laboratoire.

Mais un certain nombre de craintes (ADAM et VATTIER, 1967) étaient justifiées : « Lorsque, en mars 1964, nous découvrons la grotte de Bitorri, nous avons noté sa position très proche de la partie supérieure du plateau. Son entrée domine en effet, de 110 mètres le fond de la vallée. La conséquence de cette disposition qui classe Bitorri dans les grottes « cutanées » nous était apparue immédiatement : faiblesse des infiltrations d'eau à l'intérieur et risque de leur disparition complète en fin de saison sèche. La section relativement grande de la galerie par rapport à sa profondeur, l'exposition plein sud de son ouverture, et, sa position surplombante au flanc de la profonde vallée de la Louolo, renforçaient nos craintes d'un dessèchement incompatible avec le maintien permanent de colonies de cavernicoles. »

Nos prospections successives ont prouvé d'ailleurs que la faune de Bitorri était fort pauvre ; quelques *Lissonycteris*, des traces d'Athérures, quelques Grillons cavernicoles, de rares *S. gigas*, une colonie d'Hirondelles.

Nous avons fait quelques essais d'élevage et des enregistrements thermohygrométriques pendant la saison des pluies 1965. La grotte s'étant révélée un insectarium naturel idéal, la décision de la transformer en laboratoire a été prise. Nous avons alors commencé les travaux, en collaboration et sous la direction de J.-P. ADAM.

Les aménagements en vue de lutter contre la baisse de l'humidité relative en saison sèche, ce qui était notre objectif premier, ont été les suivants (ADAM et VATTIER, 1967 a) :

- la fermeture de l'entrée naturelle par un mur en grosse maçonnerie, les moellons provenant des blocs de calcaire nombreux aux environs. Trois ouvertures ont été aménagées dans ce mur : une porte de 2 m × 0,80 m, obturée par une grille métallique laissant passage aux Chiroptères et aux



PHOTO 1. — Entrée de la grotte de Bitorri avant sa fermeture par un mur en maçonnerie.

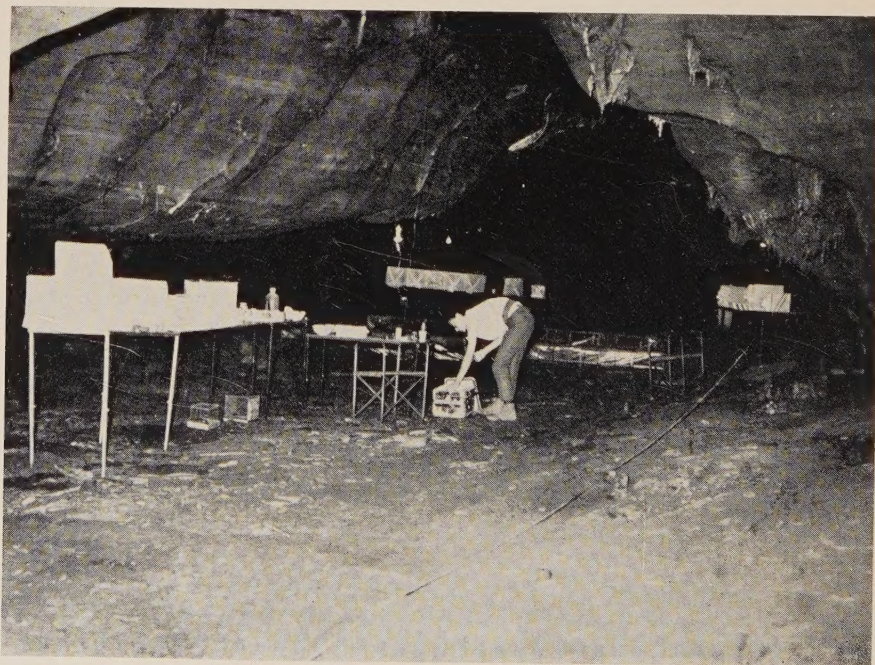


PHOTO 2. — Grotte-laboratoire de Bitorri, vue de l'intérieur.

Hirondelles, une châtière pour le passage des Athérures, et, enfin, une petite fenêtre prévue pour l'installation future d'une volière intérieure-extérieure destinée aux Microchiroptères ;

- la transformation d'une profonde niche de la paroi en un réservoir de 1.500 litres environ, alimenté par l'eau suintant d'une diacalse de la voûte, cette eau étant canalisée par un système de gouttières ;
- l'installation à une centaine de mètres d'une piscine de plus de 20 m² de surface. Cette piscine fut d'abord constituée d'une nappe de plastique soutenue par un cadre métallique démontable. Elle est maintenant remplacée par une piscine en ciment.

Durant la saison sèche qui a suivi ces travaux, saison sèche particulièrement sévère, nous avons pu éprouver la valeur de nos aménagements et observer notamment :

- 1° que l'humidité était restée constamment suffisante (au-dessus de 96 % près de la piscine),
- 2° que la température s'était maintenue à 24,5°,
- 3° que des gouttelettes de condensation étaient visibles sur la voûte, et qu'à plusieurs reprises, un léger brouillard occupait l'entrée de la grotte.

Le maintien de conditions écologiques favorables assuré, il ne restait plus qu'à mettre en place les dispositifs nécessaires aux élevages et aux examens de laboratoire.

Etant donné la température et l'humidité élevées qui caractérisent ce milieu cavernicole et, en conséquence, la rapidité avec laquelle s'y multiplient les moisissures, il nous a fallu employer des matériaux inaltérables : aluminium, acier peint, nylon, tergal.

Les paillasses étaient constituées de tôles planes d'aluminium sur pieds métalliques peints, télescopiques, susceptibles de s'adapter aux inégalités du sol (photo 2).

Un groupe électrogène de 1.000 watts installé à l'extérieur et au-dessus de la grotte assurait l'alimentation en courant alternatif 127 volts pour l'éclairage de ces paillasses et des microscopes.

Enfin, une volière où pouvaient vivre aisément une centaine de Roussettes, fut aménagée dans une alcôve naturelle de la grotte, ce qui nous a permis d'avoir à portée de la main des hôtes en quantité suffisante pour les élevages des différents Diptères hématophages entrepris dans ce laboratoire souterrain (photo 3).

1.3. Méthodes d'élevage.

1.3.1. — POUR LES ESPÈCES CAVERNICOLES.

1.3.1.1. — *Adultes.*

Elevage collectif (photos 4 et 5). Nous avons utilisé un dispositif mis au point pour les Anophèles (ADAM et VATTIER, 1964) et qui s'est révélé satisfaisant pour les Phlébotomes.

Les adultes étaient lâchés dans des cages cubiques en voile de tergal tendu sur cadre en tringles d'acier (métal d'apport de 3 mm de diamètre, peinture aluminium). Ces cages mesuraient 30 cm d'arête. Nous y introduisions d'autres cages grillagées plus petites dans lesquelles on enfermait les hôtes : Roussettes, Microchiroptères, Cobayes, Rats ou Souris blanches. La cage renfermant l'animal-hôte était posée dans une cuvette en tôle d'aluminium afin que les déjections ne souillent pas la cage de tergal. Dans un angle de la cage en tergal, nous disposions un pondoir.

Lors des premiers essais, des boîtes de Pétri servaient de pondoirs. Les unes étaient tapissées de coton humide recouvert de papier Chardin ou de papier filtre ; les autres étaient remplies de sable blanc, fin et humide. Dans ces divers pondoirs, les pontes étaient rares et souvent incomplètes. Beaucoup d'œufs n'éclosaient pas, et, très vite, les moisissures se développaient.



PHOTO 3. — Roussettes
dans la volière.



PHOTO 4. — Roussette
dans sa cage en grillage
prête à être disposée dans une cage de
Phlébotomes.

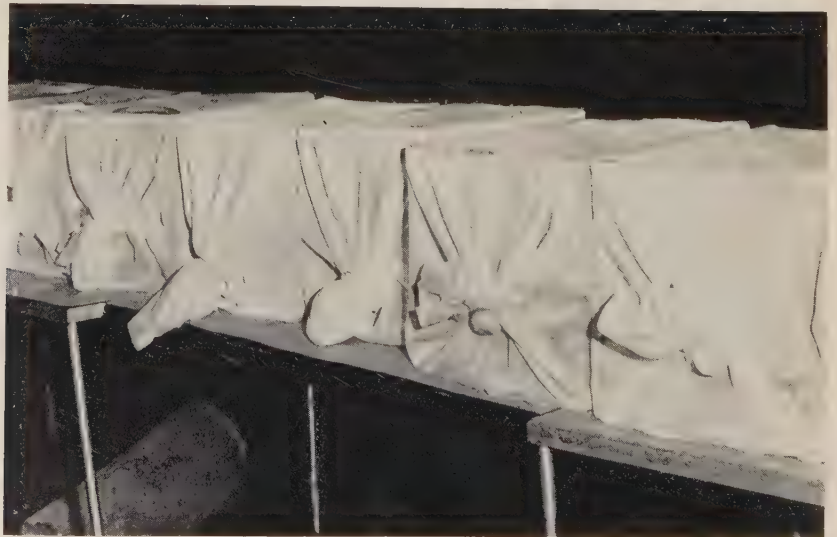


PHOTO 5. — Cages d'é-
levage de *Phlebotomus*
mirabilis et de *Spe-*
laeophlebotomus gigas.

La découverte des gîtes larvaires de *P. mirabilis* nous a fait sortir de cette impasse et résoudre, en partie, au moins pour cette espèce, les difficultés rencontrées.

A partir de ce jour, tous les pondoires ont été faits avec de la terre de gîte larvaire. Afin d'éviter toute erreur d'interprétation, cette terre, avant l'emploi, était chauffée à 45 °C environ, pendant 10 minutes. Elle n'était pas altérée par cet échauffement ; les résultats obtenus lors de quelques essais comparatifs, avec terre chauffée à 45 °C et terre non chauffée, se sont révélés identiques. Par contre, placées dans de la terre préalablement portée à 100 °C au bain-marie, les larves ne vivaient pas.

Dans les boîtes de Pétri, la terre ayant tendance à se dessécher, nous avons fait confectionner par « l'Artisanat » local de Brazzaville des coupelles en terre cuite poreuse. Ces coupelles étaient soit rondes de 10 à 15 cm de diamètre, soit carrées de 8 cm de côté environ. Elles permettaient une réhumidification rapide ; il suffisait de les placer dans une cuvette contenant 1 cm d'eau, ou tout simplement sur un tampon de coton humide. Dans ce type de récipient, la terre garde longtemps, dans l'atmosphère de la grotte, une certaine humidité.

Avec ce nouveau dispositif, nous avons eu la satisfaction de voir disparaître toute trace d'invasion par les moisissures.

Les résultats de l'analyse physique et chimique de cette terre seront donnés ultérieurement.

Ces élevages collectifs avaient pour but principal de nous fournir un grand nombre d'œufs et de larves dont nous pouvions ensuite suivre le développement.

Élevage individuel. La femelle nouvellement éclosée était placée avec deux mâles dans une cage du type précédemment décrit, où avaient lieu accouplement et repas.

Au début de nos recherches, quand la femelle semblait gravide (nous ignorions tout à cette époque de son cycle), elle était isolée dans un tube Borel suivant la technique d'ABONNENC (documents dactylographiés).

Mais ces chambres d'élevage, conçues pour des Phlébotomes épigés, ne se sont pas révélées efficaces pour nos espèces cavernicoles et notamment pour *S. gigas*. Avec ce dispositif, quelques pontes de *P. mirabilis* ont été obtenues ; mais toutes les femelles de *S. gigas* sont mortes avant de pondre. Il était fréquent de les trouver collées aux parois ou agonisantes sur le papier Chardin, les pattes accrochées à celui-ci. Ceci même après avoir réduit au maximum l'humidité du tampon de coton situé au fond du tube. Verre, papier filtre ou papier Chardin, ne semblaient pas favorables au repos des Phlébotomes. Sur le verre, il y avait fréquemment de la condensation ; or, ces Phlébotomes cavernicoles, bien qu'ayant besoin d'une ambiance à haut degré d'humidité n'affectionnent pas particulièrement les supports mouillés.

Nous avons donc été amenée à modifier le dispositif d'ABONNENC soit en surmontant le tube d'une petite cage en tergal, soit en tapissant l'intérieur du tube d'un papier blanc, sec, à grain fin (papier machine). Les résultats furent meilleurs ; les *S. gigas* se maintenaient en vie et nous avons obtenu plusieurs pontes.

Nous avons cependant cru préférable d'utiliser par la suite des récipients en terre poreuse. Nous avons fait confectionner des petits pots en terre cuite, suivant le modèle décrit par HERTIG et JOHNSON (1961) (1), aux dimensions suivantes : 80 mm de hauteur, 85 mm de diamètre dans leur partie la plus large, 70 mm à l'ouverture et 64 mm à la constriction sous l'ouverture. L'intérêt de la terre poreuse était d'empêcher tout changement brutal d'humidité dans le pot et de permettre comme nous l'avons déjà signalé, une réhumidification rapide. Chacun de ces pots, renfermant une femelle, était fermé par un morceau de voile de tergal, maintenu par un bracelet élastique. Mais comme dans les élevages collectifs, malgré le passage des pots à l'autoclave, nous nous sommes heurtée au problème des champignons, jusqu'au jour où nous avons connu les gîtes larvaires de *P. mirabilis*. Les champignons ont disparu dès que nous avons mis quelques millimètres de terre de gîte au fond du pot. Il existe manifestement un équilibre bactérien dans ces terres de gîtes qui interdit la prolifération des champignons.

(1) Nous avons utilisé ces petits pots, avec succès, pour l'élevage d'une espèce épigée : *P. schwetzi*.

Par la suite, pour des raisons dues à la physiologie de ces espèces, raisons que nous exposerons ultérieurement, nous avons cessé d'isoler les femelles dans ces pots. Il était préférable, en effet, de laisser chaque femelle dans une cage de 30 cm d'arête avec un pondoir en terre poreuse, soit circulaire de 10 cm de diamètre, soit carré de 8 cm de côté.

Les hôtes. Nous disposions pour nourrir les Phlébotomes, d'une quarantaine de Roussettes (*Roussettus aegyptiacus*) maintenues en captivité dans la volière construite dans le laboratoire même de Bitorri. La nourriture de ces Chiroptères frugivores était essentiellement constituée de bananes. Certaines de ces Roussettes ont vécu environ deux années en captivité. La mortalité était extrêmement faible en dépit des fréquentes manipulations que subissaient ces animaux.

Nous avons également des Cobayes, des Souris blanches et diverses espèces de Rats dont des *Praomys* pris dans la grotte ou dans les environs.

Trois Athérures maintenus en permanence dans la grotte étaient également à notre disposition.

Il y avait par ailleurs, bon nombre de Microchiroptères à Meya-Nzouari et dans les grottes environnantes : *Miniopterus*, *Hipposideros*, *Rhinolophus*... Malheureusement, nous n'avions pas les moyens de maintenir en captivité les Microchiroptères et le fait de descendre à Meya-Nzouari très souvent pour en capturer perturbait fâcheusement l'équilibre biologique de la grotte qui les abritait.

En conséquence, nous n'avons pu employer les Microchiroptères comme hôtes que très rarement à Bitorri. Nous l'avons fait pendant sept semaines dans la grotte de Doumboula, près de Loudima, où nous avons monté un petit laboratoire souterrain de fortune. Les Phlébotomes étaient nourris sur *Miniopterus newtoni* (BOCAGE, 1889).

1.3.1.2. — *Larves.*

Eleavage collectif. Seules, les techniques pour l'élevage des larves de *P. mirabilis* ont pu être mises au point. Tous nos essais d'élevage de larves de *S. gigas* ont échoué. Nous avons connu trop tard les gîtes larvaires de cette espèce et, pour des raisons indépendantes de notre volonté, nous n'avons pas disposé du temps nécessaire pour mettre la méthode au point.

Les larves de *P. mirabilis* se développaient dans les pondoirs avec de la terre de gîte sans adjonction de nourriture.

Au début des essais, nous ajoutions à la terre de gîte de la crotte de rat ou des chenilles séchées et broyées. Bien que cette nourriture ait été autoclavée, les champignons ne tardaient pas à s'y développer, provoquant la mort des jeunes larves.

Par la suite, ces jeunes larves n'ont eu pour nourriture que la matière organique, les sels minéraux et les oligoéléments contenus dans la terre de gîte. C'est avec ce procédé que nous avons obtenu les meilleurs résultats. La mortalité chez les larves était très faible.

Nous avons constaté que la terre ne devait pas être humide : dans les coupelles où les agrégats terreux vus à la loupe binoculaire apparaissaient recouverts d'une mince pellicule d'eau qui les rendait luisants, les Phlébotomes ne pondaient pas. Les larves placées dans un tel sol ne tardaient pas à mourir.

Eleavage individuel. Afin de connaître la longueur des stades larvaires et nymphal, nous avons isolé quelques larves. A cet effet, nous avons employé des creusets en terre réfractaire poreuse existant au laboratoire (ces pots avaient 9 cm de haut environ, un diamètre de 3 cm à la base et 5 cm au sommet). La larve y était placée avec quelques cm³ de terre. Ces creusets à base étroite permettaient une observation rapide. La larve unique ou la nymphe y était vite repérée sous la loupe binoculaire.

1.3.1.3. — *Rythme des observations.*

Chaque matin, les pondoirs étaient successivement observés sous la loupe binoculaire. Les examens devaient être attentifs mais assez rapides, car la chaleur dégagée par le dispositif d'éclairage risquait de dessécher les œufs ou les larves observés.

Le pondoir de chaque femelle isolée, s'il y avait eu ponte, était retiré et remplacé par un pondoir neuf. Dans les cages d'élevage collectif, le pondoir était changé tous les dix jours.

Chaque matin également, larves et nymphes isolées étaient examinées à la loupe ; les adultes nouvellement éclos étaient inventoriés et retirés des cages d'éclosion. La plupart étaient placés dans des cages d'élevage collectif et quelques femelles neuves isolées.

Vers huit heures environ, les animaux-hôtes, le plus souvent des Roussettes, étaient introduits dans les cages des Phlébotomes adultes. Ils en étaient retirés chaque soir entre 17 et 18 heures. En cas de besoin, nous remettions un hôte pour la nuit.

Chaque soir, toutes les femelles isolées qui avaient pris un repas de sang dans la journée, étaient également examinées. Afin de mieux estimer l'importance de ce repas, qui pouvait être partiel ou complet, la femelle était capturée dans un petit tube, observée à travers les parois à l'aide d'une loupe à main, puis relâchée dans sa cage.

1.3.1.4. — Critique de la méthode.

Trois défauts principaux nous semblent devoir être signalés :

— Cette méthode nécessitait de nombreuses manipulations et beaucoup de temps (4 heures par jour au minimum pour les soins et observations courantes). Les dimensions relativement grandes des cages en tergal et surtout l'absence de pigmentation des Phlébotomes rendaient peu aisées certaines manipulations.

— L'emploi de terre pour les pondoirs ne permettait pas d'évaluer le nombre exact d'œufs pondus. Ceux qui avaient été déposés en surface étaient facilement visibles lors de l'observation à la loupe binoculaire, mais ceux qui avaient été déposés plus profondément dans la terre échappaient à l'œil de l'observateur. Il n'est pas exclu, non plus, que des femelles aient pondu des œufs en dehors du pondoir.

— Nous avons utilisé de la terre de gîte larvaire, ce qui nous était commode puisque nous avions de nombreux gîtes à proximité dans la grotte de Meya-Nzouari, et ce qui s'est révélé rentable. Mais il eût été intéressant de réussir à reconstituer un milieu artificiel valable pour le développement des larves et facile à utiliser, car notre méthode n'était applicable que là où se trouvaient des gîtes larvaires accessibles et suffisamment importants.

1.3.2. — POUR LES ESPÈCES ÉPIGÉES.

Nous avons entrepris, à Brazzaville, l'élevage de *P. schwetzi*, afin de comparer la biologie des espèces cavernicoles à celle d'une espèce épigée très commune en Afrique. Les techniques de cet élevage ont déjà fait l'objet d'une publication dans cette revue (VATTIER-BERNARD, 1968). Il n'en sera pas fait mention ici.

1.4. Etude morphologique, systématique et anatomique.

1.4.1. — MONTAGE.

En vue de leur étude morphologique et systématique, larves, nymphes et adultes, étaient éclaircis à froid d'abord dans de la soude ou de la potasse à 10 %, puis dans du liquide de Marc André. Ils étaient ensuite montés dans de la gomme au chloral. Pour leur bonne conservation, les préparations devaient être lutées après passage à l'étuve.

1.4.2. — DISSECTIONS.

De nombreuses dissections ont été effectuées pour étudier le tractus génital, l'état d'avancement de la digestion et les parasites internes.

Le procédé est le suivant : verser dans le petit tube contenant le Phlébotome vivant, quelques centimètres cubes d'eau physiologique ; agiter le tube pour débarrasser l'Insecte d'une grande partie de ses soies ; placer l'Insecte sur une lame dans une goutte d'eau physiologique ou de solution de Ringer ; enlever pattes et ailes ; procéder ensuite avec deux aiguilles montées très fines : avec l'une, maintenir le thorax, avec l'autre, inciser l'abdomen, puis tirer les deux aiguilles en sens inverse. Estomac, intestin postérieur et tout l'appareil génital sont ainsi dégagés. Les ovaires sont ensuite dilacérés, couverts d'une lamelle, puis examinés au microscope.

1.4.3. — ETUDE DES PARASITES.

Ayant découvert dans l'intestin postérieur et notamment dans l'ampoule rectale, des flagellés parasites, nous avons réalisé en vue de leur étude et de leur détermination, une série d'étalements.

Ce travail s'effectuait généralement sur le terrain, dans le petit laboratoire de surface de Meya. L'ampoule rectale était isolée, sur une lame, dans une goutte d'eau physiologique ou de solution de Ringer ; elle était ensuite ouverte avec des aiguilles très fines et dilacérée afin de permettre l'éparpillement des parasites. Nous laissions sécher la préparation. Une fois séchés, les frottis étaient fixés avec de l'alcool méthylique absolu pendant une minute. Après fixation, les lames passaient 45 minutes dans le colorant de Romanowski ainsi dosé : trois gouttes pour un centimètre cube d'eau. Nous utilisions pour ce mélange du « Giemsa's Stain Revector solution » et de l'eau d'Evian. Ensuite, nous lavions à l'eau ordinaire et laissions sécher à l'air.

1.5. Difficultés rencontrées.

Différents facteurs ont souvent handicapé notre travail. Certains étaient d'ordre matériel, d'autres tenaient à la biologie même des Phlébotomes ou des Chiroptères.

1.5.1. — DIFFICULTÉS DUES AUX PHLÉBOTOMES.

Les Phlébotomes cavernicoles, comme nous le verrons ultérieurement, ont un cycle très long. En conséquence, on ne peut effectuer des prélèvements dans un gîte, sans l'appauvrir, voire le détruire.

Nous avons pu observer au cours de nos recherches une baisse sérieuse de la densité de la population phlébotomienne à Meya-Nzouari et à Doumboula.

Aussi, dans la crainte de voir par trop s'appauvrir ces stations, nous avons dû limiter nos prélèvements et sacrifier moins d'individus que nous ne l'aurions désiré. Un plus grand nombre de dissections eût rendu nos résultats statistiquement plus valables.

1.5.2. — DIFFICULTÉS DUES AUX MICROCHIROPTÈRES.

Il eût été préférable de nourrir en élevage tous nos Phlébotomes sur Microchiroptères, ceux-ci, à n'en pas douter étant les hôtes naturels de *P. mirabilis* et de *S. gigas* dans les grottes. Mais il ne nous était pas possible de maintenir des Microchiroptères en captivité, et, c'eût été rompre l'équilibre biologique de la grotte de Meya-Nzouari que d'y effectuer quotidiennement les prélèvements de Chauves-souris nécessaires à nos élevages. Les allées et venues dans les grottes, en effet, perturbent profondément les Chiroptères, pouvant entraîner le départ de la colonie et en conséquence, la disparition des Phlébotomes et autres Diptères hématophages. C'est ce que nous avons toujours cherché et réussi à éviter.

2. ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET SYSTÉMATIQUE

Les nombreuses controverses, dont a fait l'objet la systématique des *Psychodidae*, nous incitent, au début de ce chapitre, à préciser notre position en ce domaine.

Nous rangeons les Phlébotomes dans la sous-famille des *Phlebotominae* telle que l'a définie THEODOR (1948) et nous adoptons, pour les genres et sous-genres de l'Ancien Monde, la classification d'ABONNENC et MINTER (1965) que nous rappelons brièvement :

CLE DES GENRES DE LA SOUS-FAMILLE DES PHLEBOTOMINAE.

1. 4^e nervure longitudinale (M1, M2) bifurquant loin du niveau de rm
..... genre *Phlebotomus* Rondani, 1843.
2. 4^e nervure longitudinale (M1, M2) bifurquant au niveau de rm ; pi négatif ;
gamma positif genre *Spelaephlebotomus* Theodor, 1948.
Une seule espèce connue (Afrique) : *Spelaephlebotomus gigas* Parrot et
Schwetz, 1937.

CLE DES SOUS-GENRES DU GENRE PHLEBOTOMUS.

1. Poils des tergites abdominaux uniformément dressés ; cibarium inerme ou
armé seulement de très petits denticules épars
..... Subgen. *Phlebotomus* Rondani, 1843.
2. Poils des tergites abdominaux II à VI uniformément ou presque uniformément
couchés ; cibarium généralement armé de dents ou de denticules bien visibles
Subgen. *Prophlebotomus* França et Parrot, 1921 = *Sergentomyia* des autres auteurs.

Huit espèces de Phlébotomes ont été récoltées dans les grottes du Continent africain au sud du Sahara et sont considérées comme « cavernicoles ». Ce sont :

a. Six espèces appartenant au sous-genre *Prophlebotomus*, dont deux nouvelles décrites par l'auteur :

Phlebotomus mirabilis Parrot et Wanson, 1939 ;

Phlebotomus darlingi Lewis et Kirk, 1954 ;

Phlebotomus balmicola Abonnenc, Adam et Bailly-Choumara, 1959 ;

Phlebotomus crypticola Abonnenc, Adam et Bailly-Choumara, 1959 ;

Phlebotomus emilii Vattier, 1966 ;

Phlebotomus moucheti Vattier-Bernard et Abonnenc, 1967.

b. *Phlebotomus somaliensis* Abonnenc, Adam et Bailly-Choumara, 1959, qui appartient au sous-genre *Phlebotomus*.

c. *Spelaephlebotomus gigas* Parrot et Schwetz, 1937, seule espèce du genre.

Signalons que l'espèce épigée du Congo dont il sera fait mention dans ce travail : *Phlebotomus schwetzi* Adler, Theodor et Parrot, 1929, est un *Prophlebotomus*.

Nous n'avons étudié personnellement que quatre espèces cavernicoles : *S. gigas*, *P. mirabilis*, *P. emilii* et *P. moucheti*. Les adultes et les stades préimaginaux des deux premières espèces seront seuls décrits dans ce travail. *P. emilii* et *P. moucheti* ayant fait récemment, de notre part, l'objet de plusieurs articles dans cette revue (VATTIER-BERNARD, 1967, VATTIER-BERNARD, 1968 a, VATTIER-BERNARD et ABONNENC, 1967), nous prions le lecteur de bien vouloir s'y reporter.

2.1. Description des adultes.

2.1.1. — *Phlebotomus mirabilis* Parrot et Wanson 1939.

— Rappel bibliographique :

Cette espèce de grande taille a été découverte dans une grotte à Thysville au Congo-Kinshasa. PARROT et WANSON en font une première description en 1939 sous le nom de *Phlebotomus* (*Prophlebotomus*) *mirabilis*, puis une seconde en 1946. En 1948, THEODOR, dans sa classification des *Phlebotominae* de l'Ancien Monde, décrit rapidement cette espèce qu'il appelle *Sergentomyia* (*Spelaeomyia*) *mirabilis*. Cette même espèce figure sous le nom de *Phlebotomus* (*Sergentomyia*) *mirabilis* dans le travail sur les phlébotomes de la région éthiopienne réalisé par KIRK et LEWIS (1951) qui d'ailleurs reprennent la description de PARROT et WANSON (1946). En 1952, KIRK et LEWIS font paraître quelques remarques sur la morphologie de la spermathèque de certains *Phlebotomus mirabilis* provenant de Bwanba en Ouganda. Enfin, en 1967, ABONNENC étudiant les phlébotomes de l'Angola récoltés au piège lumineux par A. DE BARROS MACHADO, donne une nouvelle description du *Phlebotomus mirabilis*.

L'holotype est déposé au Musée Royal d'Afrique Centrale à Tervuren.

— Observations personnelles :

Tout le matériel que nous étudions ici a été récolté dans des grottes du Congo-Brazzaville. 25 exemplaires mâles et 25 exemplaires femelles ont été plus spécialement observés et mesurés ; ils proviennent des grottes de Meya-Nzouari (1 ♂, 23 ♀), M'Poka II (1 ♂), Bimbi (5 ♂♂, 1 ♀) et Doumboula (18 ♂♂ et 1 ♀) (*).

Description du mâle.

Couleur : aspect testacé.

Yeux : apparemment non réduits, d'une centaine de facettes.

Taille : 2,50 mm à 3,40 mm (3,00 mm).

Pattes postérieures : longueur 4,70 mm à 5,30 mm (4,95 mm).

Aile (fig. 2, A) : longueur = 1,90 mm à 2,20 mm (2,08 mm) ; largeur = 0,54 mm à 0,61 mm (0,58 mm) — rapport longueur/largeur = 3,3 à 3,8 (3,5). Alpha = 0,40 mm à 0,55 mm (0,49 mm) ; Beta = 0,28 mm à 0,36 mm (0,33 mm) ; delta = + 0,05 mm à 0,18 mm (+ 0,12 mm) ; gamma = 0,18 mm à 0,27 mm (0,22 mm) ; pi = + 0,05 mm à 0,16 mm (0,10 mm). Indice alaire alpha/beta = 1,35 à 1,68 (1,48).

Labre-Epipharynx : longueur = 0,20 mm à 0,25 mm (0,22 mm).

Antenne (fig. 2, B) : longueur du segment III : 0,37 à 0,45 mm (0,41 mm) — rapport A III/E = 1,6 à 2,0 (1,8). Longueur du segment IV très peu différente de celle du segment V ; longueur du segment IV : 0,20 mm à 0,25 mm (0,22 mm) ; longueur du segment V : 0,20 mm à 0,24 mm (0,22 mm). III < IV + V. Deux épines géniculées (Fig. 1, C) sur les articles III à XV, d'où la formule 2/III-XV. Ces épines sont longues et grêles, munies à la base d'un prolongement spiniforme ; toutes ces épines à l'exception de celles portées par le segment XV, n'atteignent pas la base du segment suivant. Formule papillaire : 1/III. IV. V.

Palpe (fig. 2, D) : formule : 1, 4, 2, 3, 5 — longueur du segment 1 : 0,03 mm à 0,04 mm (0,037 mm) ; longueur du segment 2 : 0,10 mm à 0,13 mm (0,12 mm) ; longueur du segment 3 : 0,13 mm à 0,15 mm (0,14 mm) ; longueur du segment 4 : 0,09 mm à 0,13 mm (0,10 mm) ; longueur du segment 5 : 0,25 mm à 0,30 mm (0,28 mm). Longueur relative de chaque segment du 1^{er} au 5^e, d'après les valeurs moyennes : 1 - 3,2 - 3,7 - 2,7 - 7,5.

* Toutes les mesures ont été prises sur des exemplaires traités à la soude à 10 % à froid, puis au Marc André et finalement montés dans la gomme zu chloral. Les dimensions moyennes sont mises entre parenthèses à la suite des dimensions extrêmes. Ces indications valent également pour les espèces dont la description va suivre.

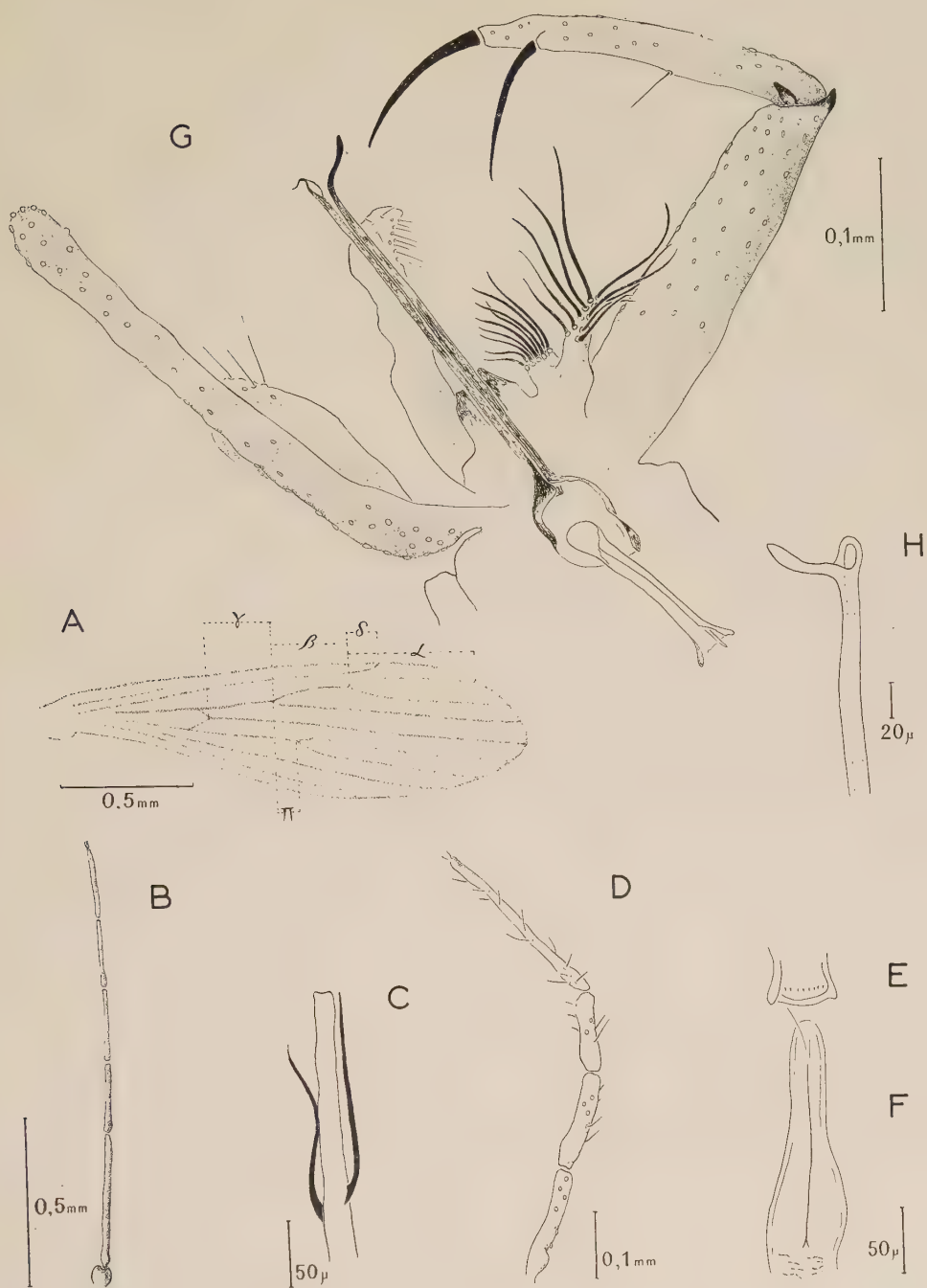


FIG. 2. — *Phlebotomus mirabilis*, mâle : A, aile ; B, premiers segments de l'antenne ; C, segment antennaire III avec ses épines géniculées ; D, palpe ; E, cibarium ; F, pharynx ; G, genitalia ; H, extrémité d'un filament génital vu à fort grossissement.

Cibarium (fig. 2, E) : armé de 8 à 10 dents, bien individualisées, longues et aiguës. Pas de plage pigmentée.

Pharynx (fig. 2, F) : longueur : 0,17 mm à 0,19 mm (0,18 mm) ; largeur : 0,05 mm à 0,07 mm (0,06 mm) ; pratiquement inerte, il présente seulement quelques stries fines à son extrémité postérieure.

Genitalia (fig. 2, G) : le *coxite* long de 0,30 mm à 0,35 (0,32 mm) présente à sa base un double lobe porteur d'une vingtaine de soies dont la longueur augmente de la base vers l'apex. Le *style* est long de 0,22 mm à 0,25 mm (0,24 mm) ; il porte deux fortes épines, l'une est terminale, l'autre postéro-interne se situe à environ 50 ou 60 μ m de la précédente. Une soie grêle non caduque est située vers le milieu du segment. Les *paramères* longs de 0,20 à 0,25 mm (0,23 mm) sont renflés à leur extrémité. Le *fourreau* pénien est court et large. Les *lobes latéraux* mesurent de 0,37 mm à 0,41 mm (0,39 mm). Les *filaments génitaux* (fig. 2, H) : longs de 0,26 mm à 0,30 mm (0,28 mm), sont larges et relativement courts ; bifides à leur extrémité, ils présentent une partie spatulée et hyaline située dans l'axe de chaque filament, et déjeté sur le côté, un prolongement sinueux et pigmenté, qui se termine en pointe mousse. La pompe génitale mesure entre 0,16 mm et 0,19 mm (0,17 mm) ; le rapport FG/PG : 1,4 à 1,7 (1,6).

Description de la femelle.

Couleur : très claire comme chez le σ .

Yeux : apparemment non réduits, d'une centaine de facettes.

Taille : 3,00 mm à 3,50 mm (3,32 mm).

Patte postérieure : longueur 4,40 mm à 5,60 mm (5,03 mm).

Aile (fig. 3, A) : longueur : 2,00 mm à 2,7 mm (2,34 mm) ; largeur : 0,70 mm à 0,79 mm (0,73 mm) — rapport longueur/largeur : 2,8 à 3,5 (3,1) — Alpha : 0,54 à 0,64 mm (0,60 mm) ; beta : 0,30 mm à 0,41 mm (0,37 mm) ; delta : + 0,16 mm à 0,27 mm (0,21 mm) ; gamma : 0,12 mm à 0,32 mm (0,26 mm) ; pi : + 0,03 mm à 0,18 mm (0,12 mm). Indice alaire : alpha/beta : 1,50 à 1,80 (1,62).

Labre-épipharynx : longueur : 0,25 mm à 0,30 mm (0,27 mm).

Antenne (fig. 3, B) : longueur du segment III : 0,31 mm à 0,38 mm (0,35 mm) ; rapport A III/E : 1,1 à 1,4 (1,2). Comme chez les mâles, les longueurs des segments IV et V sont très peu différentes ; longueur du segment IV : 0,16 mm à 0,21 mm (0,19 mm). $III < IV + V$. Les épines géniculées (formule antennaire 2/III-XV) comme chez le mâle sont munies d'un prolongement spiniforme à leur base, mais sont plus longues que chez ce dernier (fig. 3, C) ; elles atteignent presque l'articulation sus-jacente et celles des segments III, IV, V et VI, la dépassent souvent. Formule papillaire : 1/III. IV. V.

Palpe (fig. 3, D) : formule : 1, 4, 2, 3, 5 — longueur du segment 1 : 0,03 mm à 0,05 mm (0,04 mm) ; longueur du segment 2 : 0,13 mm à 0,15 mm (0,14 mm) ; longueur du segment 3 : 0,14 mm à 0,16 mm (0,15 mm) ; longueur du segment 4 : 0,09 mm à 0,13 mm (0,11 mm) ; longueur du segment 5 : 0,23 mm à 0,29 mm (0,26 mm). Longueur relative de chaque segment du 1^{er} au 5^e, d'après les valeurs moyennes : 1 - 3,5 - 3,7 - 2,7 - 6,5.

Cibarium (fig. 3, E) : armé de 10 à 14 dents longues et aiguës ; les médianes étant plus longues que les latérales. Pas de plage pigmentée.

Pharynx inerte (fig. 3, F) : longueur : 0,20 mm à 0,24 mm (0,22 mm) ; largeur : 0,07 à 0,09 mm (0,08 mm).

Spermathèques (fig. 3, G) : elles sont très grandes et facilement visibles. Elles présentent à la base avant de déboucher dans la vulve, une partie large et lisse, suivie d'un conduit crénelé, fortement sclérifié et pigmenté qui présente à sa partie médiane un renflement plus lisse. Ce conduit à sa partie distale s'enfle en une large ampoule de 0,06 mm de long et 0,04 mm de large en moyenne.

Fosses sensorielles (fig. 3, H) : entre les 8^e et 9^e segments, il existe chez cette espèce des fosses dites sensorielles. Ces fosses existent également chez *Phlebotomus crypticola* et *Phlebotomus moucheti*.

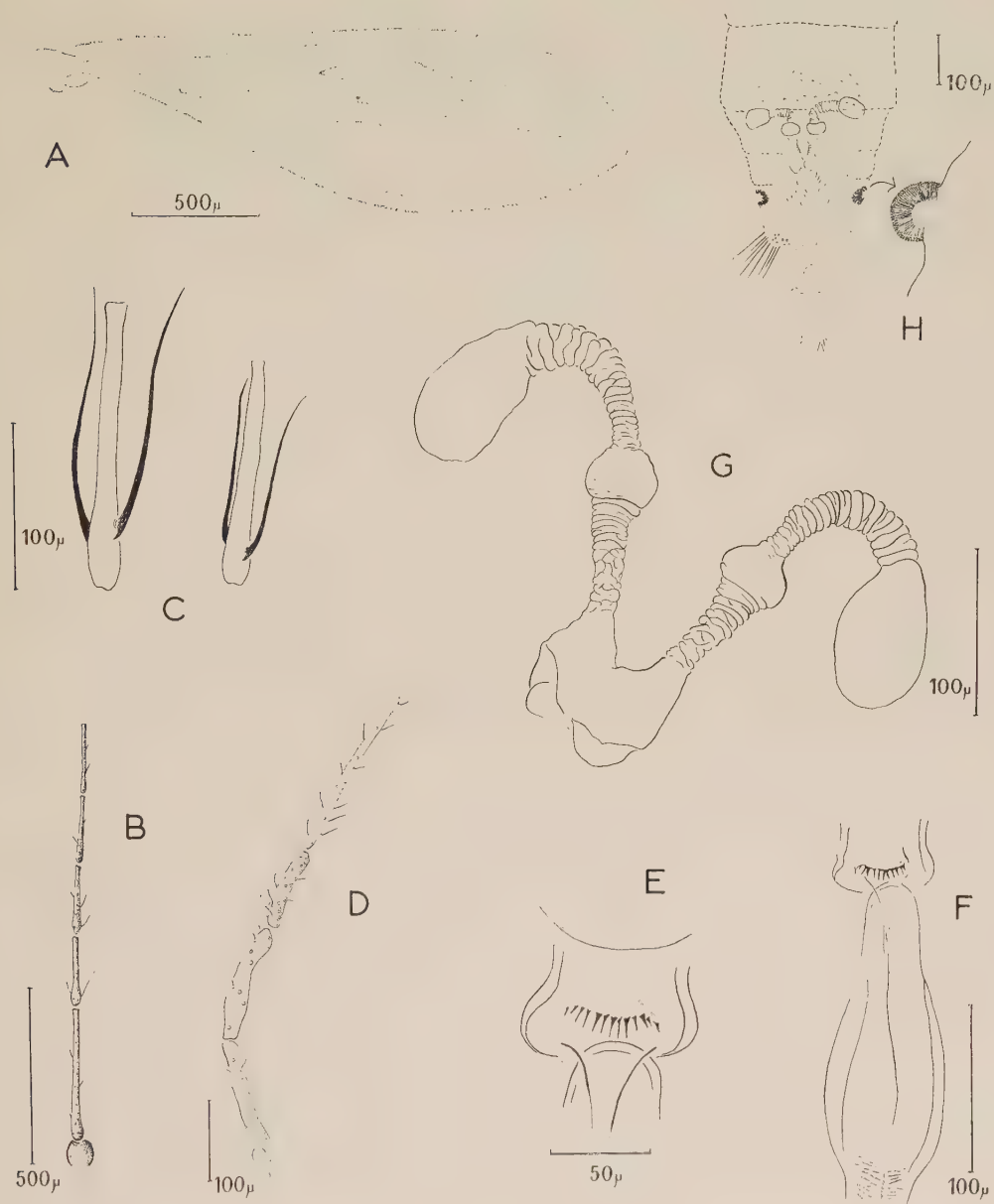


FIG. 3. — *Phlebotomus mirabilis*, femelle : A, aile ; B, premiers segments de l'antenne ; C, segments antennaires IV et XIV avec leurs épines géniculées ; D, palpe ; E, cibarium ; F, pharynx ; G, spermatèques ; H, extrémité de l'abdomen avec les fosses sensorielles.

2.1.2. — *Spelaeophlebotomus gigas* Parrot et Schwetz, 1937.— *Rappel bibliographique* :

Spelaeophlebotomus gigas Parrot et Schwetz 1937 est la première espèce de Phlébotomes cavernicoles découverte en région éthiopienne.

En 1937, PARROT et SCHWETZ décrivent la femelle sous le nom de *Phlebotomus* (*Prophlebotomus*) *gigas*, à partir des premiers exemplaires connus, récoltés dans la grotte de Thysville en République démocratique du Congo-Kinshasa. Un an plus tard environ, le mâle est décrit par PARROT et WANSON (1938). En 1946, grâce à de nouvelles récoltes, ces deux auteurs complètent leur description. THEODOR en 1948 crée pour cette espèce un sous-genre nouveau et l'appelle *Phlebotomus* (*Spelaeophlebotomus*) *gigas*. En 1951, KIRK et LEWIS dans leur travail sur les Phlébotomes de la région éthiopienne, reprennent la description de PARROT et WANSON (1946). Enfin, en 1965, ABONNENC et MINTER en font un genre à part : *Spelaeophlebotomus gigas*.

L'holotype est déposé au Musée Royal d'Afrique Centrale à Tervuren.

— *Observations personnelles* :

Le matériel étudié ci-dessous provient des grottes du Congo-Brazzaville. 12 mâles et 13 femelles capturés dans les grottes de Meya-Nzouari (3 ♂♂, 1 ♀), Malala II (5 ♂♂, 4 ♀♀), Bitorri (1 ♂), Bimbi 3 ♂♂, 8 ♀♀) ont été particulièrement étudiés et mesurés.

Description du mâle.

Taille : 3,2 mm à 4,08 mm (3,70 mm).

Patte postérieure : longueur 6,80 mm à 8,00 mm (7,40 mm).

Aile (fig. 4, A) : longueur : 2,30 mm à 3,40 mm (2,60 mm) ; largeur : 0,70 mm à 1,10 mm (0,80 mm) — rapport longueur/largeur 2,92 à 3,94 (3,24). Alpha : 0,72 mm à 1,15 mm (0,80 mm) ; beta : 0,16 mm à 0,19 mm (0,18 mm) ; delta : + 0,45 mm à 0,74 mm (0,50 mm) ; gamma : 0,18 mm à 0,40 mm (0,21 mm) ; pi : — 0,13 mm à — 0,28 mm (— 0,17 mm). Indice alaire, alpha/beta : 3,81 à 6,4 (4,35). Notons que chez cette espèce, on voit très bien la nervure Cubitale (Cu) qui est très difficilement visible chez les autres espèces.

Labre-épipharynx : longueur 0,21 mm à 0,22 mm (0,21 mm).

Antenne (fig. 4, B) : longueur du segment III : 0,93 mm à 1,09 mm (1,00 mm). Rapport III/E : 4,24 à 5,22 (4,73). Longueur du segment IV : 0,34 mm à 0,45 mm (0,39 mm) ; longueur du segment V : 0,30 mm à 0,39 mm (0,35 mm). III > IV + V. Les segments III à XIV portent deux épines géniculées (fig. 4, C), longues, grêles, très difficiles à voir même à l'immersion ; le segment XV apparemment n'en porte qu'une, d'où la formule : 2/III - XIV, 1/XV. Ces épines s'implantent sur chaque segment à des niveaux très différents.

Palpe (fig. 4, E) : formule 1, 4, 2, 5, 3. Longueur du segment 1 : 0,30 mm à 0,40 mm (0,35 mm) ; longueur du segment 2 : 0,07 mm à 0,08 mm (0,077 mm) ; longueur du segment 3 : 0,13 mm à 0,17 mm (0,15 mm) ; longueur du segment 4 : 0,070 à 0,075 mm (0,072 mm) ; longueur du segment 5 : 0,12 mm à 0,14 mm (0,13 mm). Longueur relative de chaque segment du 1^{er} au 5^e d'après les valeurs moyennes : 1 - 2,2 - 4,4 - 2,0 - 3,9. A noter sur la moitié distale du segment 3, la présence d'une dizaine d'épines spatulées dites de Newstead (fig. 4, D).

Cibarium : inerme.

Pharynx (fig. 4, F) : longueur : 0,17 mm à 0,18 mm (0,17 mm) ; largeur : 0,04 mm à 0,07 mm (0,05 mm).

Genitalia (fig. 4, G) : *Coxite* long de 0,39 mm à 0,53 mm (0,45 mm). *Style* : long de 0,35 mm à 0,42 mm (0,37 mm) et porteur de 4 fortes et longues épines. La première est terminale, la deuxième s'insère à environ 50 µm de l'apex, tandis que la troisième plus interne en est située à 130-180 µm (suivant le cas). La quatrième

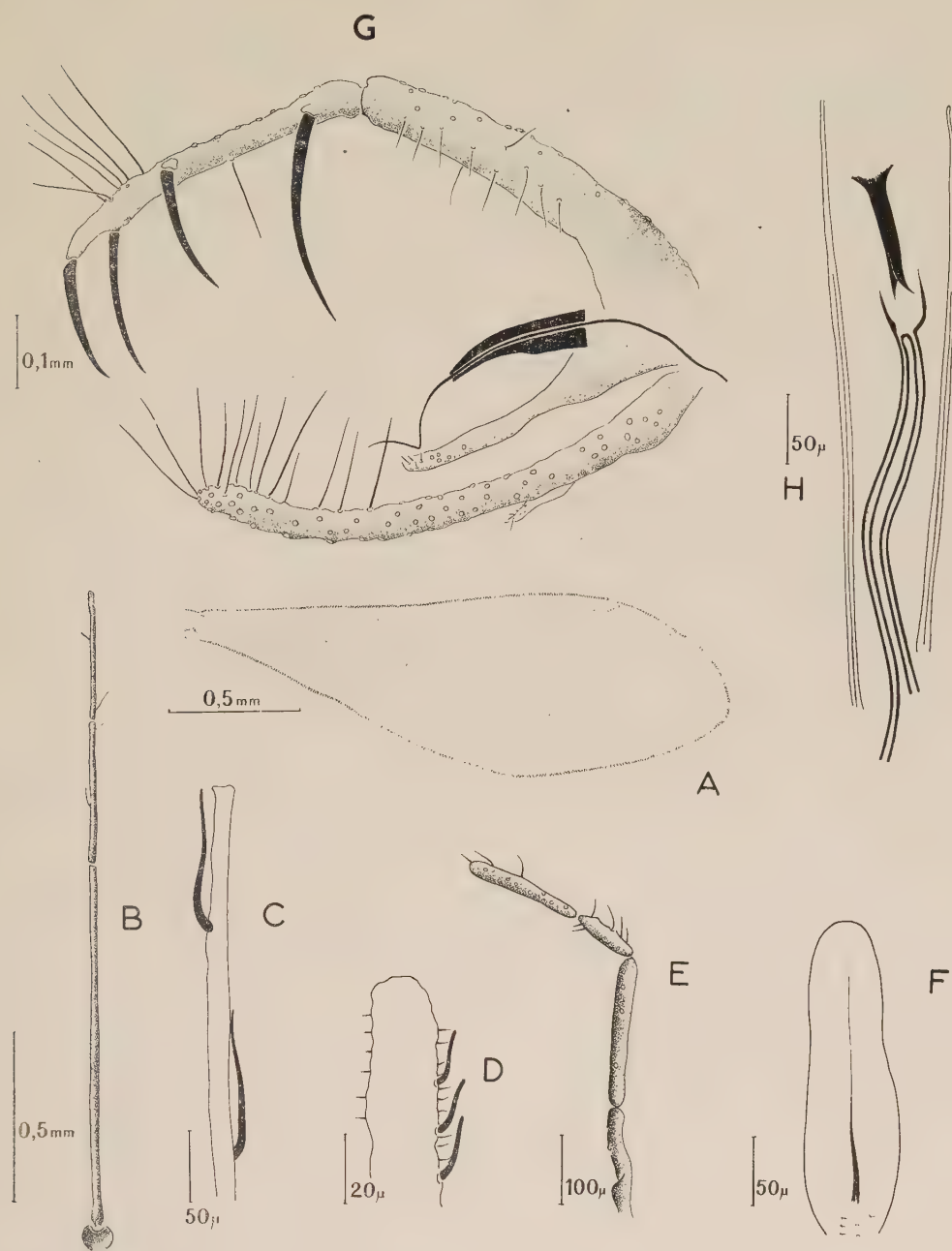


FIG. 4. — *Spelaeophlebotomus gigas* mâle : A, aile ; B, premiers segments de l'antenne ; C, segment antennaire III avec ses épines géniculées ; D, troisième article du palpe avec les épines spatulées de Newstead ; E, palpe ; F, pharynx ; G, genitalia ; H, pompe, filaments génitaux et sclérites paragénitaux.

prend naissance à environ 65-70 μm de la base du style. La troisième et la quatrième sont portées par un tubercule. Enfin, une longue soie non caduque s'implante à mi-distance entre la troisième et la quatrième épine. Les *paramères* longs de 0,28 mm à 0,39 mm (0,31 mm) sont digitiformes. Le *fourreau pénien* est long et se termine en pointe mousse. Les *lobes latéraux* mesurent de 0,55 mm à 0,64 mm (0,58 mm). *Filaments génitaux*, longueur : 0,64 mm à 0,78 mm (0,68 mm). *Pompe génitale*, longueur : 0,11 mm à 0,17 mm (0,15 mm). Pompe et filaments génitaux sont encadrés de chaque côté par une longue baguette sclérifiée (fig. 4, H) dont la moitié postérieure est creusée d'un fin canal. Ces deux baguettes, appelées sclérites paragénitaux, sont inconnues chez les autres Phlébotomes du continent africain mais ont été trouvées chez deux espèces de Malaisie et de Bornéo : *Phlebotomus asperulus* Quate et Fairchild, 1961, et *Phlebotomus pholetor* (QUATE et FAIRCHILD, 1961), puis chez diverses autres espèces des Philippines (QUATE, 1965) : *Phlebotomus stellae*, *Phlebotomus sejunctus*, *Phlebotomus erebicolus*. Ces auteurs ont d'ailleurs créé pour ces espèces le genre *Idiophlebotomus*. Il est également intéressant de signaler que ces espèces, à l'exception de *Phlebotomus stellae*, ont été récoltées dans des grottes abritant des chauves-souris.

La fonction de ces baguettes n'est jusqu'alors pas précisée.

Description de la femelle.

Taille : 3 mm à 4,05 mm.

Patte postérieure : longueur 7,8 mm à 8,9 mm (8,4 mm).

Aile (fig. 5, A) : longueur : 2,4 mm à 3,6 mm (3,3 mm) ; largeur 0,7 mm à 1,2 mm (1,1 mm) — rapport longueur/largeur : 2,95 à 3,3 (3,00). Alpha : 0,7 mm à 1,2 mm (1,06 mm) ; beta : 0,18 mm à 0,27 mm (0,20 mm) ; delta : + 0,6 mm à + 0,8 mm (+ 0,7 mm) ; gamma : 0,18 mm à 0,37 mm (0,30 mm) ; pi : — 0,18 mm à — 0,36 mm (— 0,22 mm). Indice alaire : alpha/beta : 3,70 à 6,00 (5,3). Nervure Cu également bien visible.

Labre-épipharynx : longueur : 0,42 mm à 0,50 mm (0,46 mm).

Antenne (fig. 5, B) : longueur du segment III : 0,95 mm à 1,18 mm (1,10 mm). Rapport A III/E : 2,21 à 2,75 (2,40). Longueur du segment IV : 0,37 mm à 0,41 mm (0,40 mm) ; longueur du segment V : 0,34 mm à 0,39 mm (0,36 mm). III > IV + V. Deux épines géniculées (fig. 5, C), difficiles à voir, longues et grêles du segment III au segment XV (formule 2/III - XV). Ces épines au départ de l'antenne, s'insèrent à des niveaux très différents de chaque article, mais à mesure que l'on avance vers l'extrémité distale de celle-ci, elles prennent naissance de plus en plus près de la base du segment, si bien qu'aux 13^e, 14^e et 15^e elles s'insèrent à peu près au même niveau.

Palpe (fig. 5, D) : formule : 1, 4, 2, 5, 3. Longueur du segment 1 : 0,050 mm à 0,070 mm (0,060 mm) ; longueur du segment 2 : 0,14 mm à 0,17 mm (0,15 mm) ; longueur du segment 3 : 0,20 mm à 0,25 mm (0,25 mm) ; longueur du segment 4 : 0,10 mm à 0,11 mm (0,10 mm) ; longueur du segment 5 : 0,14 mm à 0,19 mm (0,17 mm). Longueur relative de chaque segment du 1^{er} au 5^e d'après les valeurs moyennes : 1 - 2,5 - 4,2 - 1,7 - 2,8. Présence d'épines spatulées (fig. 5, E) sur le segment 3, comme chez le mâle.

Cibarium : inerme.

Pharynx (fig. 5, F) : très globuleux ; il est presque trois fois plus large dans sa partie postérieure que dans sa partie antérieure.

Spermathèques (fig. 5, G et H) : non segmentées et faiblement sclérifiées, constituées principalement par une sorte d'ampoule plus ou moins distendue, elles semblent déboucher à la vulve par un conduit commun. Distalement, chaque ampoule se prolonge par un tube étroit, aveugle et portant quelques fines soies terminales. Ce tube étroit, sur une partie de sa longueur est plus fortement sclérifié que le reste des spermathèques. Elles sont difficiles à voir sur certaines préparations.

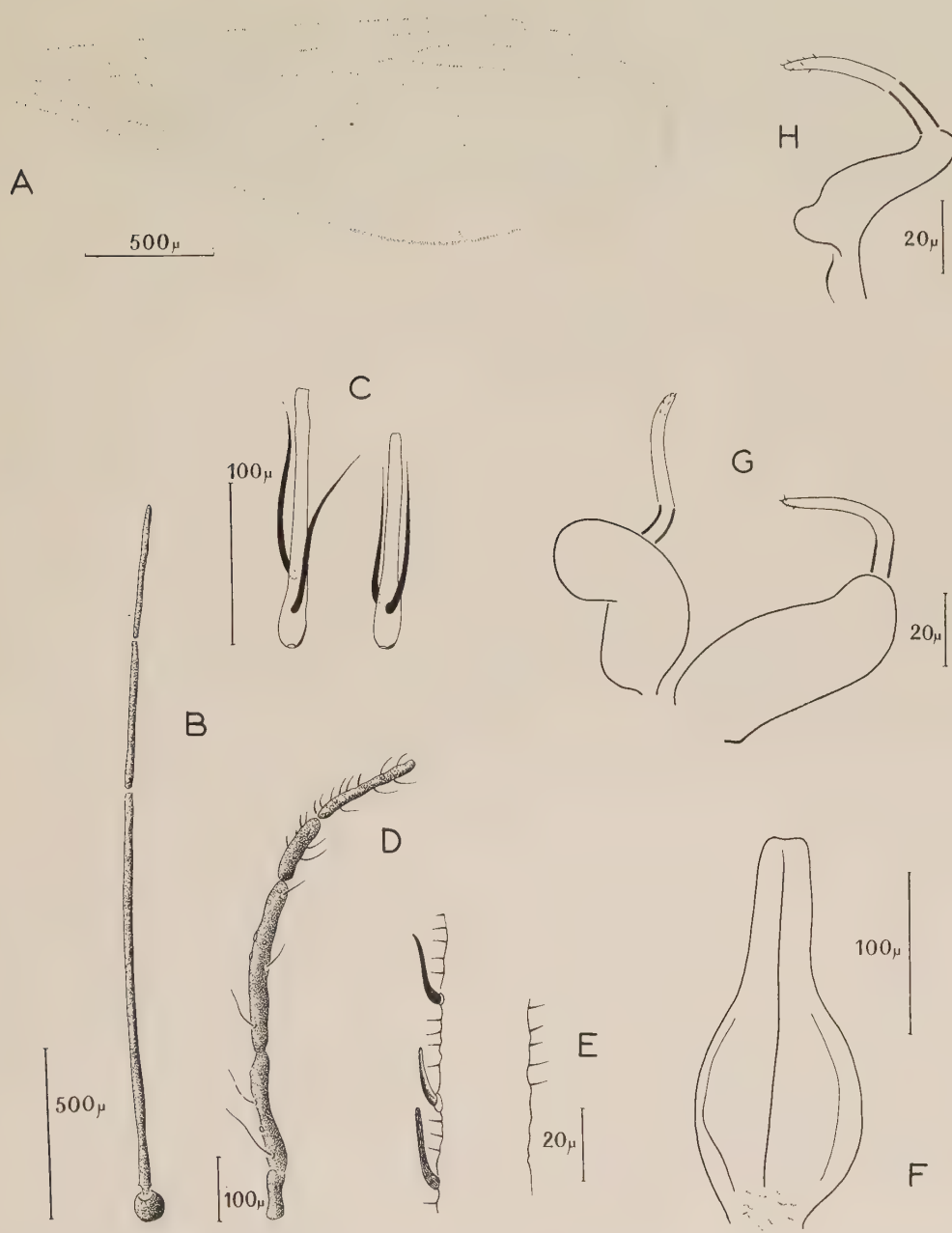


FIG. 5. — *Spelaophlebotomus gigas*, femelle : A, aile ; B, premiers segments de l'antenne ; C, segments antennaires XI et XIII avec les épines spatulées de Newstead ; F, pharynx ; G et H, spermathèques.

2.1.3. — CONCLUSION.

Quelques caractères morphologiques, propres aux cavernicoles, sont à souligner chez ces espèces que nous venons de décrire, à savoir :

- la dépigmentation (aspect testacé) chez *Spelaeophlebotomus gigas* et *Phlebotomus mirabilis*. A noter cependant que certains spécimens de *Spelaeophlebotomus gigas*, notamment ceux récoltés dans la grotte de Bimbi, nous ont paru plus pigmentés ;
- les yeux réduits chez *Spelaeophlebotomus gigas*. PARROT et WANSON (1946) décrivant cette espèce écrivent : « yeux petits à 35 facettes environ ». Personnellement sur plusieurs exemplaires, nous en avons compté une cinquantaine, nombre qui reste très inférieur à celui des espèces épigées.

2.2. Description des stades préimaginaux.

La description des stades préimaginaux de *Phlebotomus mirabilis* et de *Spelaeophlebotomus gigas* est faite, d'une part, grâce à des exemplaires récoltés dans des gîtes larvaires naturels, d'autre part, grâce à des œufs, des larves ou des nymphes obtenus dans nos élevages.

Les gîtes larvaires des Phlébotomes étant généralement très difficiles à trouver dans la nature, il existe peu de descriptions des formes préimaginales des espèces de la région éthiopienne. C'est ABONNENC (1956) qui le premier a abordé l'étude de l'œuf, des formes larvaires et nymphales de quelques espèces de cette région. Nous adopterons d'ailleurs sa nomenclature numérique relativement pratique pour l'étude de la répartition des soies sur les larves et les nymphes.

Si l'on en juge, d'après les descriptions pourtant très minutieuses et abondamment illustrées d'ABONNENC, les formes préimaginales des Phlébotomes épigés ne présentent pas de caractères spécifiques très marqués. Il s'agit, en effet, bien souvent de soies subgêales ou diminuant de longueur du 1^{er} au 8^e segment abdominal, de soies portant un plus ou moins grand nombre d'épines... En conséquence, il est souvent difficile d'en déterminer l'espèce en l'absence de l'adulte.

2.2.1. — L'ŒUF CHEZ PHLEBOTOMUS MIRABILIS ET SPELAEOPHLEBOTOMUS GIGAS.

L'œuf de *Phlebotomus mirabilis* et de *Spelaeophlebotomus gigas* (fig. 6) a la même forme que les œufs des autres espèces de Phlébotomes. Il se présente comme « une ellipse allongée très légèrement incurvée ; la face dorsale est sensiblement convexe et la face ventrale concave » (ABONNENC, 1956).

L'œuf de *Phlebotomus mirabilis* mesure entre 0,380 mm et 0,420 mm de longueur et celui de *Spelaeophlebotomus gigas* entre 0,450 mm et 0,560 mm. Ces œufs sont donc nettement plus grands que ceux des espèces épigées dont la longueur est comprise, selon ABONNENC (1956), entre 0,300 mm et 0,400 mm et selon DOLMATOVA et DEMINA (1965), entre 0,350 mm et 0,400 mm. Nous donnons, à titre d'exemple, quelques longueurs relevées par ABONNENC chez des espèces africaines :

Espèce	Longueur de l'œuf
<i>Phlebotomus antennatus occidentalis</i>	0,324 mm
<i>Phlebotomus dubius</i>	0,335 mm
<i>Phlebotomus freetownensis sudanicus</i>	0,335 mm
<i>Phlebotomus freetownensis magnus</i>	0,347 mm
<i>Phlebotomus schwetzi</i>	0,354 mm

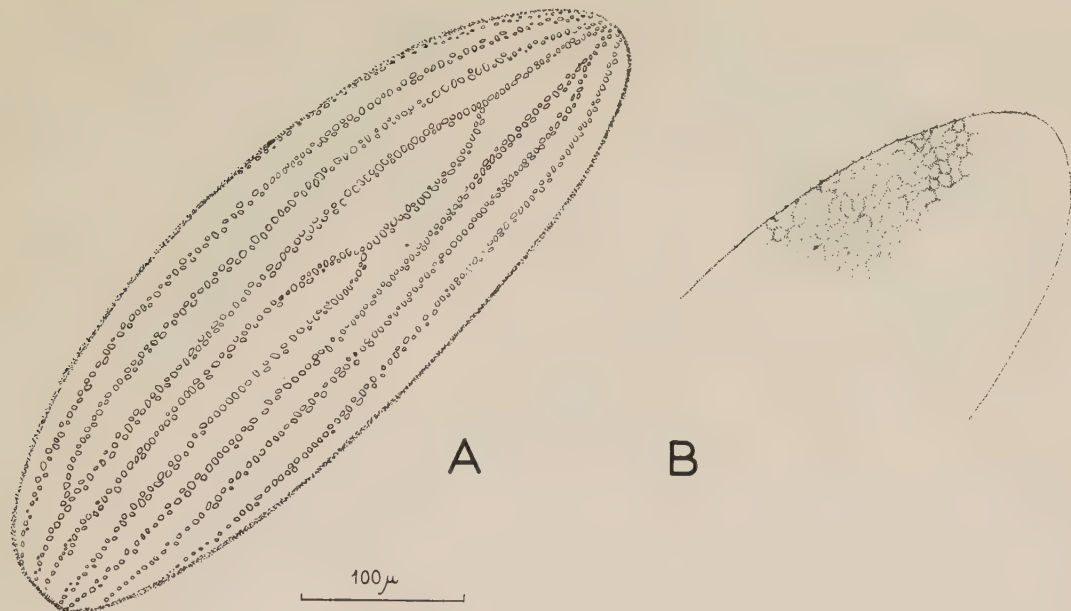


FIG. 6. — A, œuf de *Phlebotomus mirabilis* ; B, œuf de *Spelaophlebotomus gigas*.

L'œuf chez *Phlebotomus mirabilis* et *Spelaophlebotomus gigas* est brun foncé. Le chorion présente des ornements visibles en lumière rasante. Chez *Phlebotomus mirabilis* ce sont des granulations en relief formant des stries longitudinales, tandis que chez *Spelaophlebotomus gigas*, ces mêmes granulations sont agencées en un réseau dense de cellules polygonales très irrégulières.

2.2.2. — LA LARVE :

2.2.2.1. — *Phlebotomus mirabilis*.

2.2.2.1.1. — Description de la larve au stade IV (fig. 7).

Comme toute larve de Phlébotome, elle est cylindrique, de type éruciforme ; son corps est composé de trois parties : tête, thorax, abdomen.

La tête : Elle est sclérifiée, toute hérissée de spicules ; elle porte une paire d'antennes et neuf paires de soies dont la morphologie est utilisée en systématique. Nous allons les décrire telles qu'elles se présentent chez la larve du stade IV (fig. 8, A) :

- Les soies 1 ou soies clypéales antérieures sont courtes et lisses.
- Les soies 2 (soies clypéales postérieures ou sous-clypéales de BARRETTO, 1940) sont lisses et beaucoup plus longues que les précédentes.
- Les soies 3 (épineuses antéro-internes de COLAS-BELCOUR, 1928, ou frontales antérieures de BARRETTO) sont épineuses.
- Les soies 4 (épiceraniennes dorsales antérieures de COLAS-BELCOUR ou génales dorsales de BARRETTO) et les soies 5 (soies génales de BARRETTO) sont lisses et bien développées.
- Les soies 6 ou soies génales ventrales de BARRETTO sont lisses.
- Les soies 7 (épineuses postéro-internes de COLAS-BELCOUR ou frontales postérieures de BARRETTO), les soies 8 (épineuses postéro-externes de COLAS-BELCOUR ou verticales dorsales de BARRETTO) et les soies 9 (antéro-internes de COLAS-BELCOUR ou verticales latérales de BARRETTO) sont épineuses.

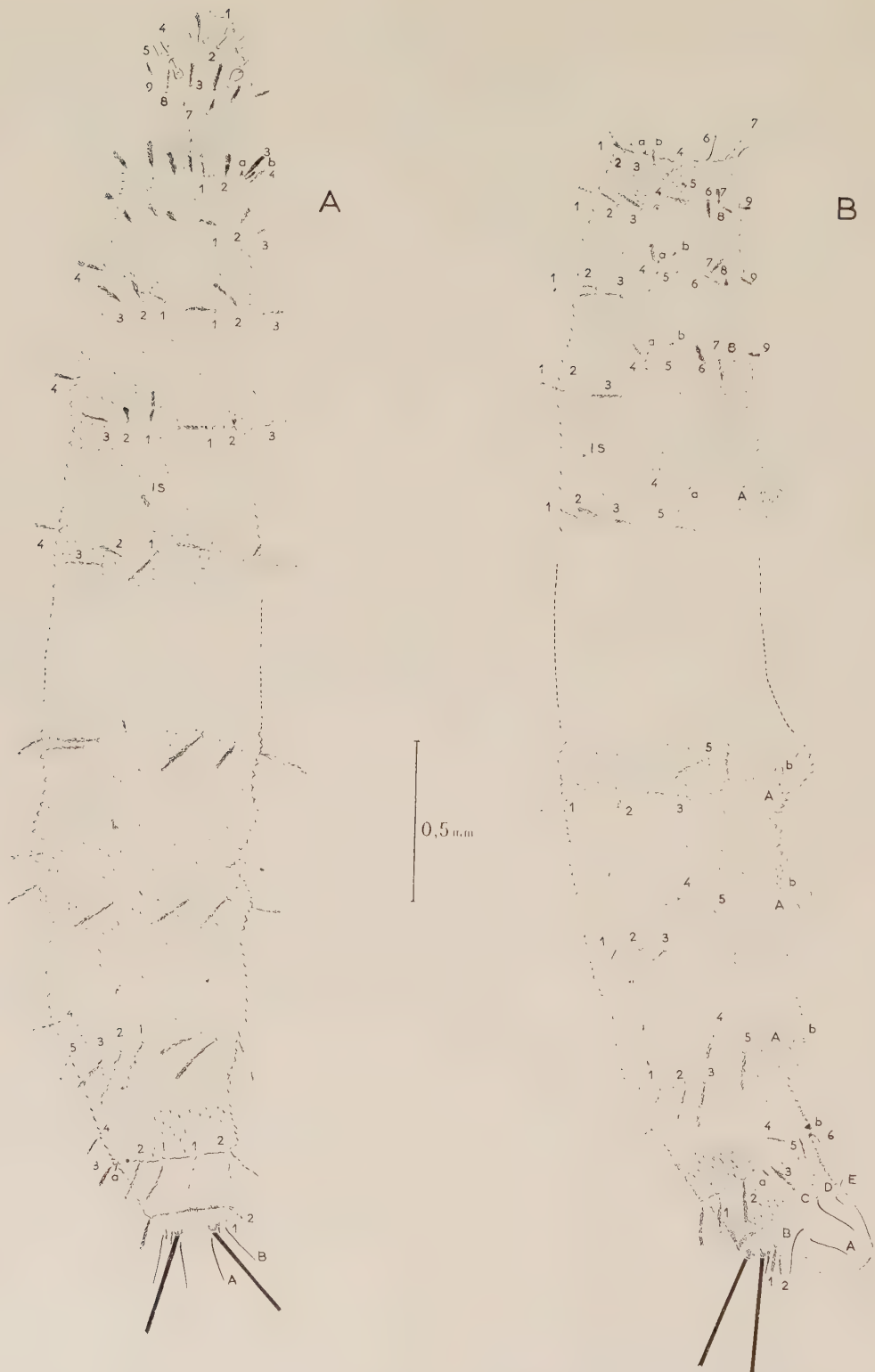


FIG. 7. *Phlebotomus mirabilis* : larve au quatrième stade ; A, vue dorsale ; B, vue de profil.

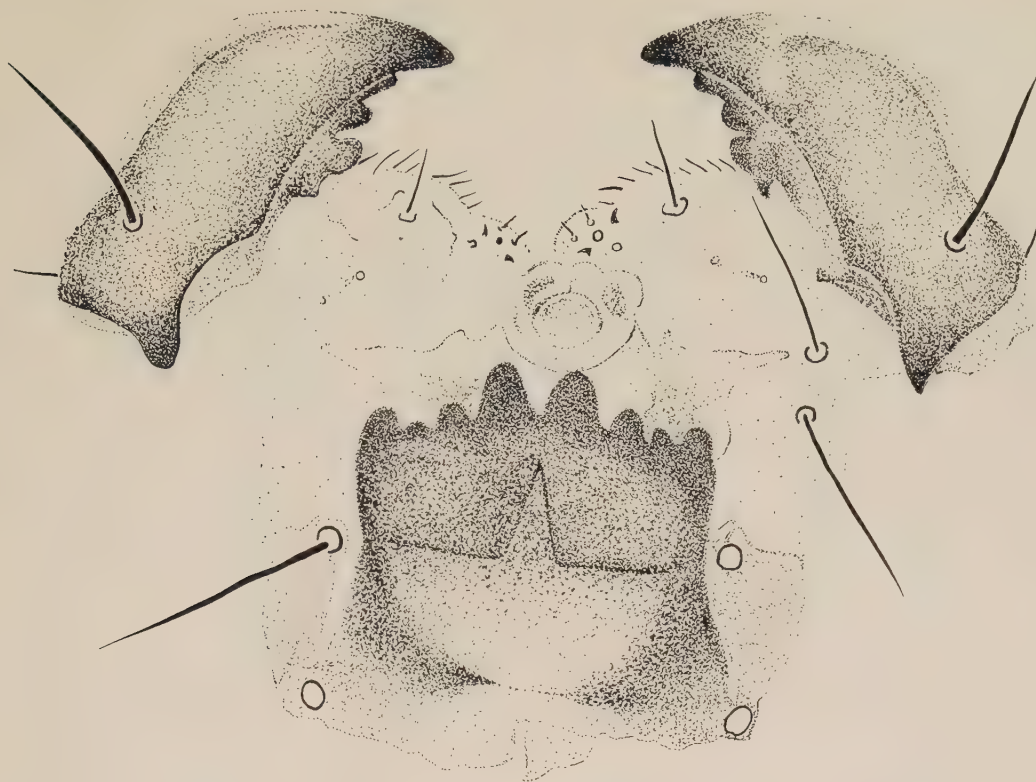


FIG. 8. — *Phlebotomus mirabilis*, pièces buccales de la larve au quatrième stade.

Certaines pièces buccales telles les mandibules et le mentum sont très fortement sclérifiées (fig. 8). Les mandibules présentent quatre fortes dents, la première étant la plus grande ; elles portent aussi deux soies bien développées (et une beaucoup plus petite). Le mentum présente une paire de dents paramédianes très fortes et trois paires latérales moins développées. ABONNENC en signale quatre chez les espèces africaines connues. Les maxilles sont beaucoup moins sclérifiées que mandibules et mentum.

Le thorax : Il comprend trois parties : le prothorax, lui-même divisé en prothorax antérieur et prothorax postérieur, le mésothorax et le métathorax.

Le prothorax antérieur (fig. 9, B) porte dorsalement de fortes soies épineuses, les soies 1, 2, 3 (soies segmentaires de COLAS-BELCOUR), et deux microsoies (a) et (b) ; en fait, chez *Phlebotomus mirabilis*, la soie (b) qui s'insère près de la soie 3, est très développée et le terme de microsoie lui convient assez mal. La région pleurale présente une soie 4 forte et épineuse et une soie 5 très courte et apparemment épineuse. Ventralement, s'insèrent les soies 6 et 7, longues, beaucoup plus grêles que les autres et barbulées.

Le prothorax postérieur (fig. 9, C) présente dorsalement trois fortes soies épineuses ; latéralement un peu en avant du stigmate respiratoire, une soie 4 forte et épineuse ; ventralement enfin les soies 6, 7, 8, 9, toutes épineuses et bien développées ; la 8^e est beaucoup plus petite que les autres.

Le mésothorax et le métathorax (fig. 9, D et 10, E) portent dorsalement trois fortes soies épineuses comme les précédents segments ; latéralement, une soie 4 bien développée et épineuse ainsi qu'une minuscule soie 5, épineuse, visible au fort grossissement et s'insérant au-dessous de la précédente, une microsoie (a) simple et une micro-



FIG. 9. — *Phlebotomus mirabilis* : soies de la larve au quatrième stade ; A, soies céphaliques ; B, soies du prothorax antérieur ; C, soies du prothorax postérieur ; D, soies du mésothorax

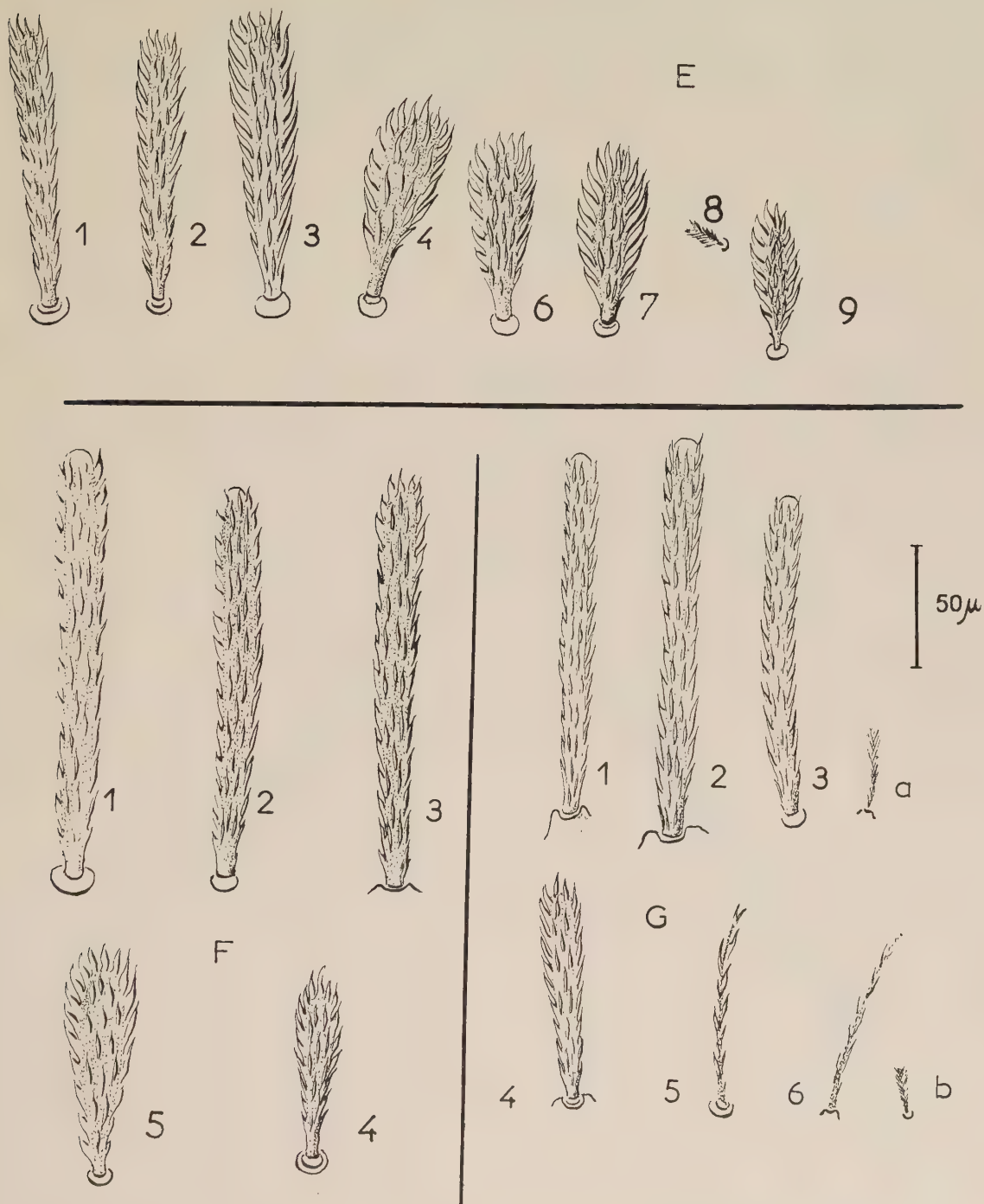


FIG. 10. — *Phlebotomus mirabilis* : soies de la larve au quatrième stade : E, soies du mésothorax ; F, soies du septième segment abdominal ; G, soies du huitième segment abdominal

soie (*b*) épineuse ; ventralement les soies 6, 7, 8, 9, sont épineuses et la 8^e est plus petite que les autres. Entre les soies 6 et 7 et au-dessus d'elles, on peut voir la microsoie (*c*) qui est simple et au-dessus de la soie 9, la microsoie (*d*).

L'abdomen : Il est formé de neuf segments. Les sept premiers sont munis de protubérances, sorte d'organes locomoteurs rappelant ceux des Chenilles. Ces sept premiers segments abdominaux portent dorsalement comme ceux du thorax trois fortes soies épineuses (fig. 10, F), longues, du premier au huitième segment, et en avant des

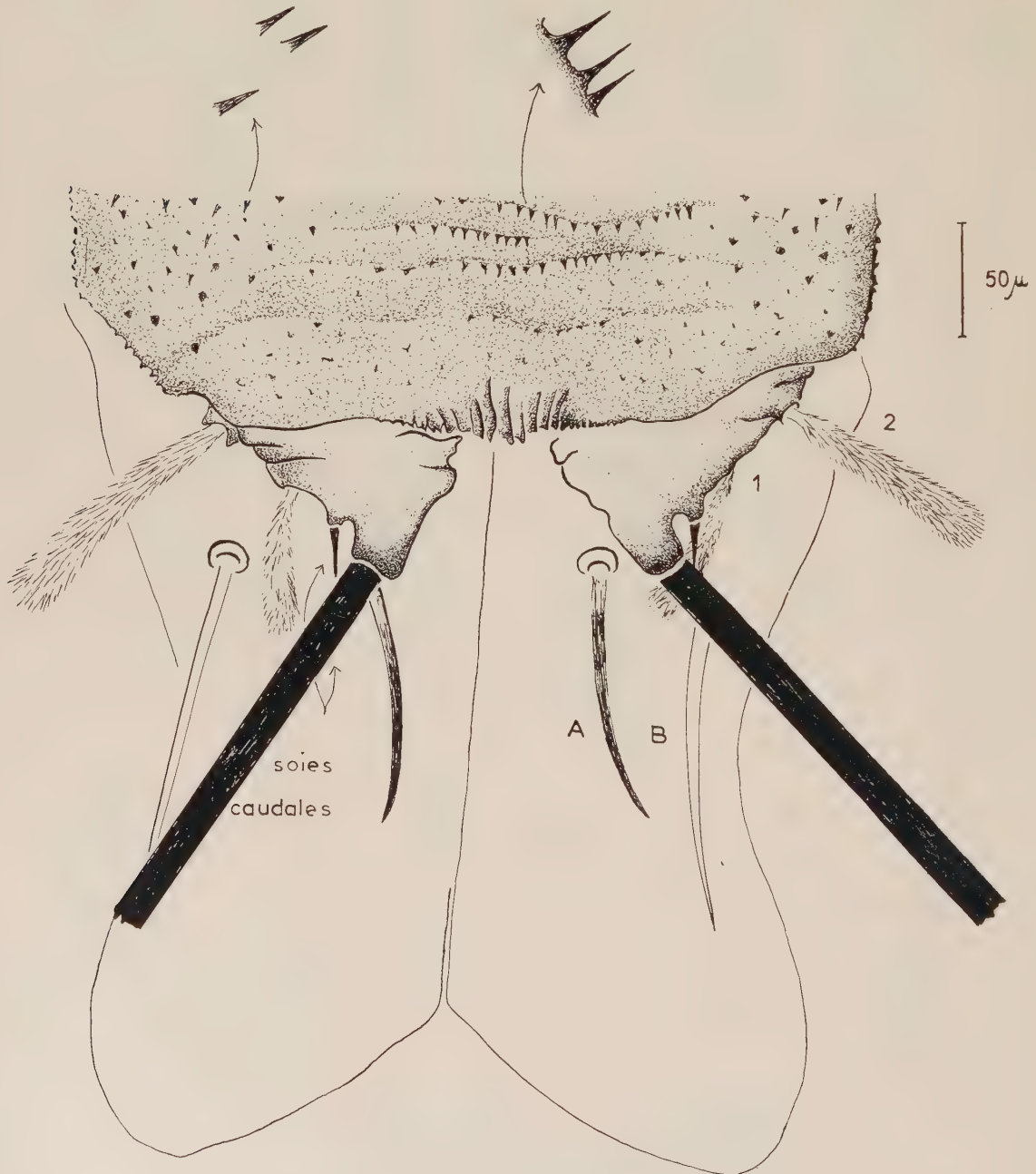


FIG. 11. — *Phlebotomus mirabilis* : neuvième segment abdominal de la larve au quatrième stade.

soies 1, une paire de soies courtes, non simples chez *Phlebotomus mirabilis*, ce sont les soies intersegmentaires (IS). Latéralement s'insèrent les soies 4 et 5 épineuses et bien développées. La face ventrale porte une paire de soies A lisses et droites (elles ne sont pas recourbées comme celles des espèces épigées décrites par ABONNENC), et une paire de microsoies (b) très petites mais apparemment épineuses. Entre les soies A, nous avons retrouvé chez certains spécimens trois paires de petits organes en saillie, difficilement visibles, que signale l'auteur précité.

Le VIII^e segment abdominal (fig. 10, G) présente : dorsalement trois longues paires de soies épineuses, toutes très bien développées alors que chez les espèces épigées les paramédianes sont bien souvent réduites et difficilement visibles ; entre les soies 2 et 3, se situe le stigmate respiratoire et près de lui une microsoie (a) très facile à voir chez cette espèce. Latéralement, on peut observer une soie 4, épineuse, bien développée, bien qu'un peu moins longue que les soies 1, 2 et 3. Ventralement s'insèrent les soies 5 et 6, épineuses, mais légèrement plus grêles que les précédentes et entre elles deux la microsoie (b).

Le segment IX ou dernier segment abdominal (fig. 11) présente dorsalement deux lobes ; sur chacun de ces lobes s'insère une paire de soies appelées soies caudales par les auteurs. Chez toutes les espèces éthiopiennes connues et décrites, ces quatre soies caudales sont très pigmentées, très fortes et très longues. Chez certaines espèces américaines, il n'existe que deux soies caudales à tous les stades. *Phlebotomus mirabilis* se distingue des unes et des autres par la présence sur chacun des lobes, d'une soie bien développée, longue et forte, et d'une autre soie restée rudimentaire. Chacun de ces lobes dorsaux porte également deux soies épineuses bien développées, les soies 1 et 2. Enfin, en dessous de ces lobes, on peut apercevoir cinq paires de soies lisses : deux dorsales longues A et B, une pleurale C, et deux sternales plus courtes, D et E.

Les segments VIII et IX chez la larve du stade IV sont assez fortement sclérifiés. Le bord postérieur du IX^e segment présente de très forts spicules ou dents qui constituent « le peigne du IX^e segment » (fig. 11). Ce même segment ventralement se prolonge par deux lobes protractiles et fortement musclés.

On peut noter chez cette espèce un allongement des soies 1, 2, 3, du prothorax aux derniers segments de l'abdomen.

2.2.2.1.2. — Caractères permettant la différenciation des stades larvaires.

Nous avons effectué une série de mesures sur 281 larves : 21 du stade I, 2 seulement du stade II, 86 du stade III et 172 du stade IV, afin de contrôler si la taille pouvait être un critère valable de différenciation des stades. Toutes les larves mesurées sont des larves obtenues en élevage. Les mesures ont été faites sur des spécimens traités à la potasse à 10 %, au Marc André et montés dans de la gomme au chloral. Nous donnons dans le tableau ci-dessous, les dimensions extrêmes et entre parenthèses les dimensions moyennes :

Stade	Longueur totale du corps	Longueur de la tête
Stade I	0,97 mm à 1,50 mm (1,20 mm)	153 μ m à 180 μ m (165 μ m)
Stade II	1,55 mm et 1,85 mm	234 μ m et 234 μ m
Stade III	2,00 mm à 3,27 mm (2,58 mm)	252 μ m à 324 μ m (298 μ m)
Stade IV	2,80 mm à 4,87 mm (3,63 mm)	342 μ m à 450 μ m (398 μ m)

A notre avis, la longueur du corps n'a guère de sens, car le thorax et l'abdomen sont trop faiblement sclérifiés pour que l'on puisse en mesurer la longueur exacte sur des larves montées en préparation microscopique. Par contre, la tête est très fortement sclérifiée ; si les préparations sont bien faites, il est valable d'en mesurer la longueur. Les valeurs obtenues, figurant au tableau ci-dessus, sont d'ailleurs significa-

tives. Les rapports de croissance d'une mue à l'autre sont successivement : 1,41 - 1,27 et 1,33. Une moyenne portant sur un plus grand nombre de larves au stade II nous permettrait peut-être d'obtenir un rapport plus constant vérifiant très exactement la loi de Dyar.

D'autres caractères permettent de reconnaître les stades larvaires ; nous les étudierons successivement chez les stades I, II et III que nous comparerons entre eux et au stade IV.

Le stade I (fig. 12, A et B), comme chez les autres espèces, se reconnaît aisément grâce à la présence d'un pore d'éclosion céphalique, d'une seule paire de stigmates, celle du VIII^e segment, et à l'absence des soies 1 sur le prothorax antérieur. Ce stade est également caractérisé par le développement d'une seule paire de soies caudales.

Contrairement à ce qui existe chez les espèces épigées africaines décrites par ABONNENC (1956), la soie 6 du prothorax antérieur, du mésothorax et du métathorax ainsi que la soie 5 des segments abdominaux I à VIII sont épineuses. Par contre, la soie 8 du mésothorax et du métathorax est courte et lisse.

La plupart des microsoies sont invisibles, même la microsoie (*b*) du prothorax antérieur qui est très développée au stade IV. La microsoie (*a*) du VIII^e segment abdominal est visible, mais simple.

Le stade II est caractérisé par l'apparition de la soie 1 et de la microsoie (*b*) au prothorax antérieur, de la deuxième paire de soies caudales (la petite) et de la deuxième paire de stigmates respiratoires, ceux qui sont situés au prothorax antérieur.

Le stade III ne présente pas de caractères bien particuliers ; les microsoies sont généralement plus facilement visibles qu'au stade précédent et l'extrémité postérieure de l'abdomen est plus sclérifiée.

2.2.2.1.3. — Caractères spécifiques de la larve de *Phlebotomus mirabilis*

La larve de *Phlebotomus mirabilis* au IV^e stade se distingue de celle des autres espèces africaines décrites par :

- la microsoie (*b*) du prothorax antérieur qui est épineuse et presque aussi développée que les soies 1, 2 et 3 ;
- la microsoie (*a*) du VIII^e segment abdominal qui est bien développée et facilement visible ;
- une des paires de soies caudales qui est restée rudimentaire, ce qui constitue un critère particulièrement facile de reconnaissance ;
- sa taille, légèrement supérieure à celle des autres espèces. Signalons, pour faciliter la comparaison, quelques mesures moyennes effectuées par ABONNENC chez quelques-unes d'entre elles :

Espèces	Longueur totale du corps
<i>P. antennatus occidentalis</i>	2,51 mm en moyenne
<i>P. freetownensis sudanicus</i>	3,00 mm en moyenne
<i>P. freetownensis magnus</i>	3,00 mm en moyenne
<i>P. schwetzi</i>	2,52 mm en moyenne

2.2.2.2. — *Spelaephlebotomus gigas*.

Nous avons effectué cette étude avec un matériel réduit : trois larves au stade I (préparations n° 110 GV, 134 GV, 135 GV) obtenues en élevage et trois larves au stade IV (préparations n° 425 GVB, 426 GVB, 427 GVB) récoltées dans un gîte larvaire.

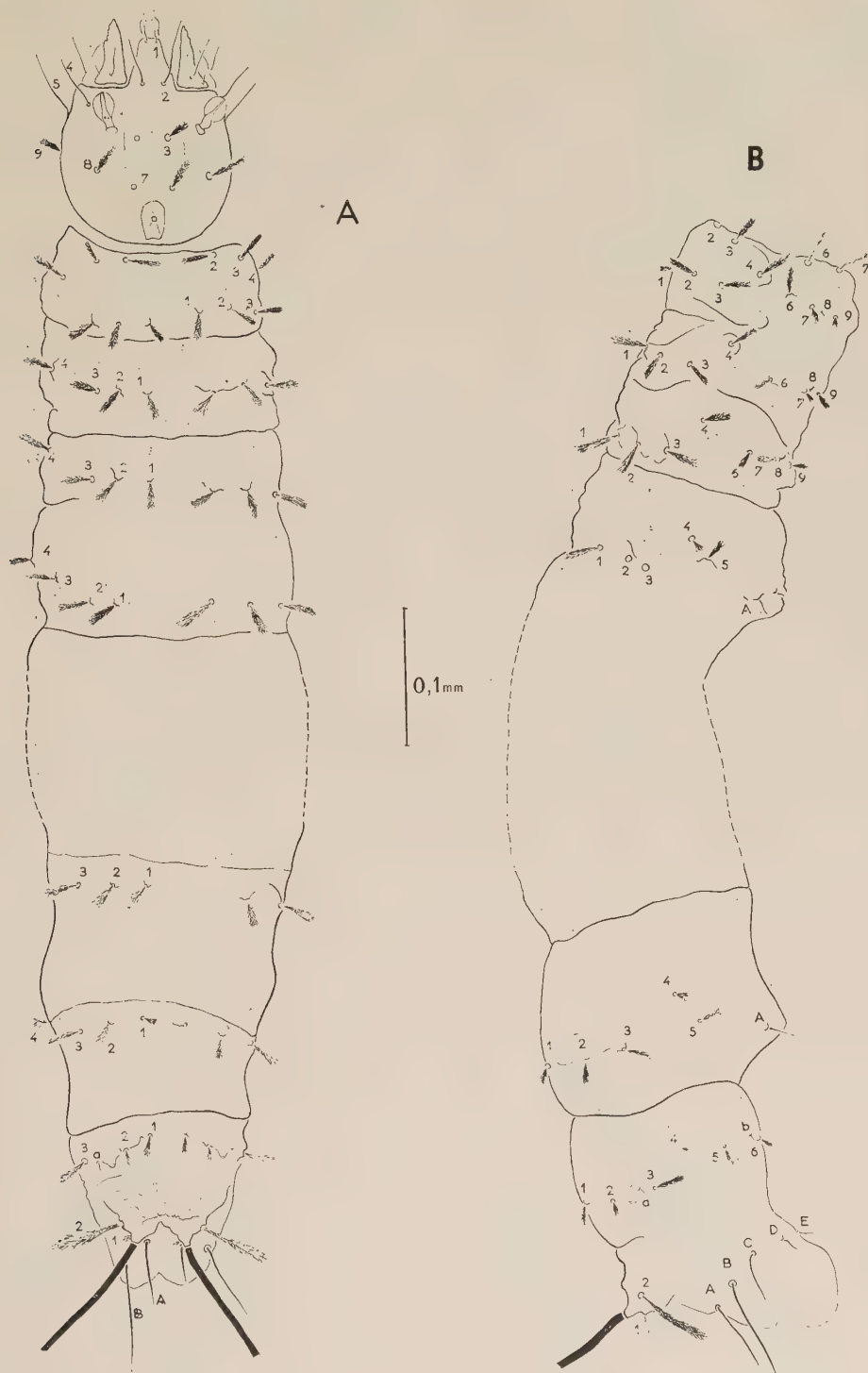


FIG. 12. — *Phlebotomus mirabilis* : larve au premier stade ; A, vue dorsale ; B, vue de profil.

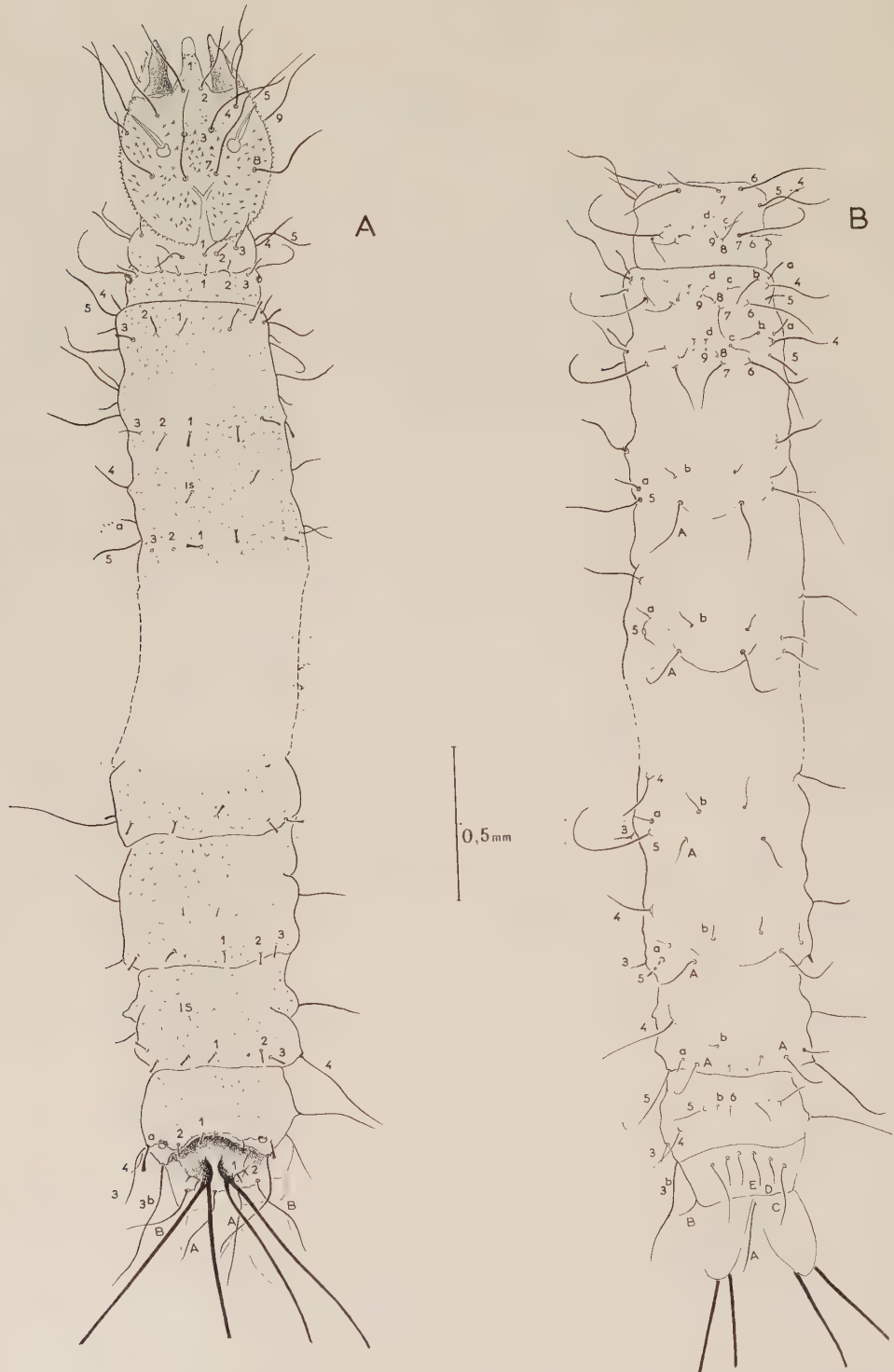


FIG. 13. — *Spelaeophlebotomus gigas* : larve au quatrième stade : A, vue dorsale ; B, vue ventrale.

2.2.2.2.1. — Description de la larve au stade IV (fig. 13, A et B)

Longueur totale du corps (trois exemplaires mesurés) : 4,78 mm à 5,50 mm.

La tête : Toutes les soies céphaliques sont lisses, longues et progressivement effilées (fig. 15). Les antennes sont moins larges et beaucoup plus allongées que chez les autres espèces.

Le thorax :

Le prothorax antérieur (fig. 16, A) : toutes les soies sont lisses. Les soies 1 et 3 se terminent en pointe mousse ; la soie 2 a l'extrémité épineuse ; elle est nettement plus petite que les soies 1 et 3 ; la soie 5 est longue et très progressivement effilée.

Le prothorax postérieur : les soies dorsales ne sont pas épineuses comme chez *Phlebotomus mirabilis* ou chez la plupart des autres espèces. Elles sont lisses sur la plus grande partie de leur longueur et présentent un bouquet de quelques épines à leur extrémité, ce qui leur donne un aspect évasé (fig. 16 B). Les soies dorsales de tous les segments thoraciques et abdominaux sont de ce type chez *Spelaeophlebotomus gigas*. Les soies 1 du prothorax postérieur sont plus petites que les soies 2 et 3. Signalons que, sur l'un des exemplaires étudiés, une des soies 1 présente une extrémité en pointe mousse et l'autre une extrémité épineuse. Sur un des exemplaires, la soie 3 est nettement bifide (deux épines) à son extrémité. Les soies pleurales semblent absentes, tandis que les soies 6, 7, 8, 9, et les microsoies (c) et (d) sont toutes présentes ; elles sont lisses. Les soies 7 sont très longues, très effilées et recourbées à leur extrémité. Les soies 9 sont petites ; les microsoies (d) sont bien développées.

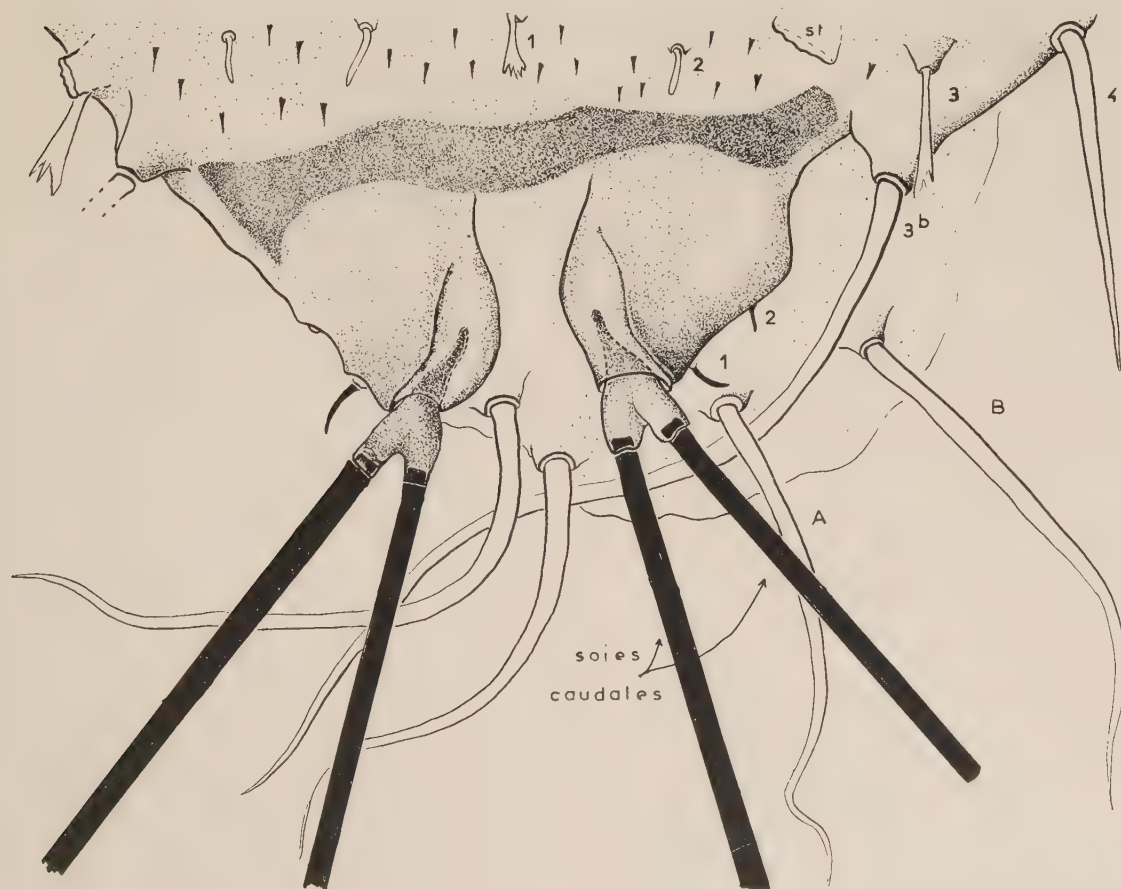


FIG. 14. — *Spelaeophlebotomus gigas* : huitième et neuvième segments abdominaux de la larve au quatrième stade.

Le *mésothorax* porte des soies dorsales moyennement longues, assez trapues et à extrémité épineuse. Sur l'une des préparations, une des soies 2 et une des soies 3 semblent se terminer en pointe mousse. Sur les pleures, on observe un groupe de quatre soies bien développées : la soie 4 est la plus forte d'entre elles ; en dessous se situe la soie 5 et en dessus la microsoie (*a*), toutes les deux épineuses ; au même niveau que cette dernière, vers la face ventrale se trouve la microsoie (*b*). Les soies sternales, toutes lisses, sont assez difficiles à identifier. Personnellement, nous les interprétons de la façon suivante : au niveau de la soie sternale 5, nous distinguons en allant vers le milieu de la face ventrale, une soie 6 longue et très effilée, ensuite une soie 7, également effilée, mais plus courte, un peu au-dessus de celle-ci, une soie 8 beaucoup plus petite que les précédentes, puis une soie 9 rudimentaire paramédiane que l'on pourrait prendre pour une microsoie. Au-dessus de la soie 7 se situe une microsoie particulièrement développée, la soie (*c*), et au-dessus de la soie 9, la microsoie (*d*). Le développement des microsoies surprend ; en effet, la longueur de celles-ci atteint ou dépasse celle des soies. Les microsoies (*a*), (*b*), (*c*) sont nettement plus grandes que les soies 8 et 9, cette dernière étant à peine visible. Mais nous pensons plus satisfaisant de baser notre interprétation sur l'emplacement des soies plutôt que sur leur taille.



FIG. 15. — *Spelaeophlebotomus gigas* : soies céphaliques de la larve au quatrième stade

Le métathorax (fig. 16, C) porte des soies dorsales légèrement plus courtes que celles du segment précédent ; elles se terminent toutes en bouquet épineux. La disposition des soies pleurales et ventrales, leurs dimensions et leur morphologie sont identiques à celles du mésothorax.

L'abdomen : sur les sept premiers segments, les soies dorsales sont assez courtes avec l'extrémité épineuse ; quelques-unes assez rares semblent se terminer en pointe mousse. On peut noter une légère diminution de taille du premier au septième segment. Les soies intersegmentaires IS sont bien développées ; elles présentent généralement une extrémité en bouquet épineux. Quelques-unes se terminent apparemment en pointe mousse. Les pleures portent les soies 4 et 5 lisses et effilées, la 5 étant la plus longue, et la microsoie (*a*) bien développée. Ventralement, on observe les soies A, longues, lisses, effilées et recourbées ; puis, au-dessus de celles-ci, les microsoies (*b*). Entre ces soies sternales, se situent trois paires de très petits organes, apparemment plus semblables chez cette espèce à des microsoies qu'à des organes rétractiles.

Le segment VIII (fig. 14 et 16, D) : les soies dorsales 1 et 2 sont courtes et se terminent en pointe mousse à l'exception d'une des soies de la paire 1 qui est épineuse à son extrémité. La microsoie (*a*), située près du stigmate est particulièrement bien développée et se termine en bouquet d'épines. La soie 3 est longue, entièrement lisse et effilée. Postérieurement, par rapport au stigmate et à la microsoie (*a*), il existe chez *Spelaeophlebotomus gigas* une soie supplémentaire assez forte, très longue que nous appelons soie 3 *bis*. La soie pleurale 4 et les soies ventrales 5 et 6 séparées par la microsoie (*b*), sont normalement développées.

Le segment IX (fig. 14) : chez *Spelaeophlebotomus gigas*, il existe quatre soies caudales comme chez toutes les espèces connues de l'Ancien Monde. Les soies 1 et 2 sont très courtes, lisses et pointues. Enfin, les cinq soies lisses A, B, C, D, E. sont bien développées et ne présentent pas de caractères spécifiques particuliers.

2.2.2.2. — Description de la larve au stade I (fig. 17, A et B)

Longueur totale du corps (1 seul exemplaire mesuré) : 1,7 mm.

Elle présente, d'une part, tous les caractères propres aux larves du premier stade : pore d'éclosion, une seule paire de stigmates, une seule paire de soies caudales, absence de soies 1 au prothorax antérieur, et d'autre part, un certain nombre de caractères spécifiques.

Les soies céphaliques sont lisses et bien développées, mais les soies 8 sont proportionnellement beaucoup plus longues qu'au stade IV.

Les soies dorsales présentent des caractères analogues à celles de la larve du stade IV, mais elles ne sont pas aussi épineuses à leur extrémité et généralement, elles sont plus longues.

Au prothorax antérieur, elles sont longues et se terminent en pointe mousse.

Au prothorax postérieur, les soies 1 sont très courtes et se terminent en pointe mousse.

Les dorsales du mésothorax sont plus courtes que celles du segment précédent. Les soies 1 et une des soies 2 ont leur extrémité élargie ; l'autre soie 2 et les soies 3 sont tronquées.

Les dorsales du métathorax sont de même taille que celles du mésothorax ; leur extrémité est élargie, mais on ne distingue pas nettement d'épines.

Sur l'abdomen, on note une diminution de taille des soies dorsales du premier au huitième segment. Les soies 1 sont généralement les plus petites, les soies 3 les plus grandes ; leurs extrémités sont généralement aussi larges que la base ou élargies.

Au segment VIII, les soies 2 sont les plus petites et leur extrémité est mousse ; les soies 1 sont, l'une terminée en pointe mousse, l'autre tronquée. Les soies 3 sont très longues et très progressivement effilées. Il n'y a pas de soies 3 *bis* à ce stade. La microsoie (*a*) est courte et lisse.

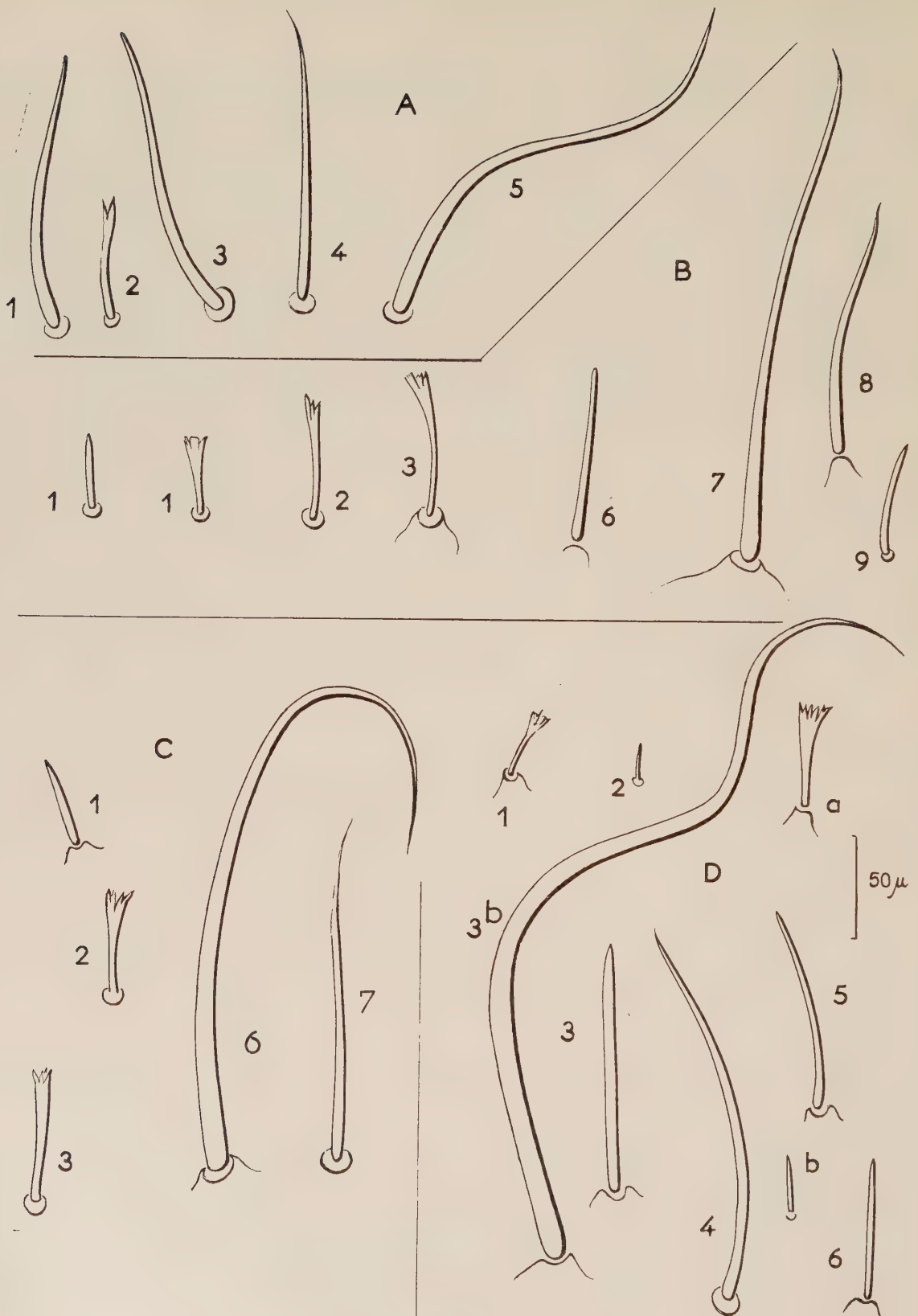


FIG. 16. — *Spelaephlebotomus gigas* : soies de la larve au quatrième stade : A, soies du prothorax antérieur ; B, soies du prothorax postérieur ; C, soies du métathorax ; D, soies du huitième segment abdominal.

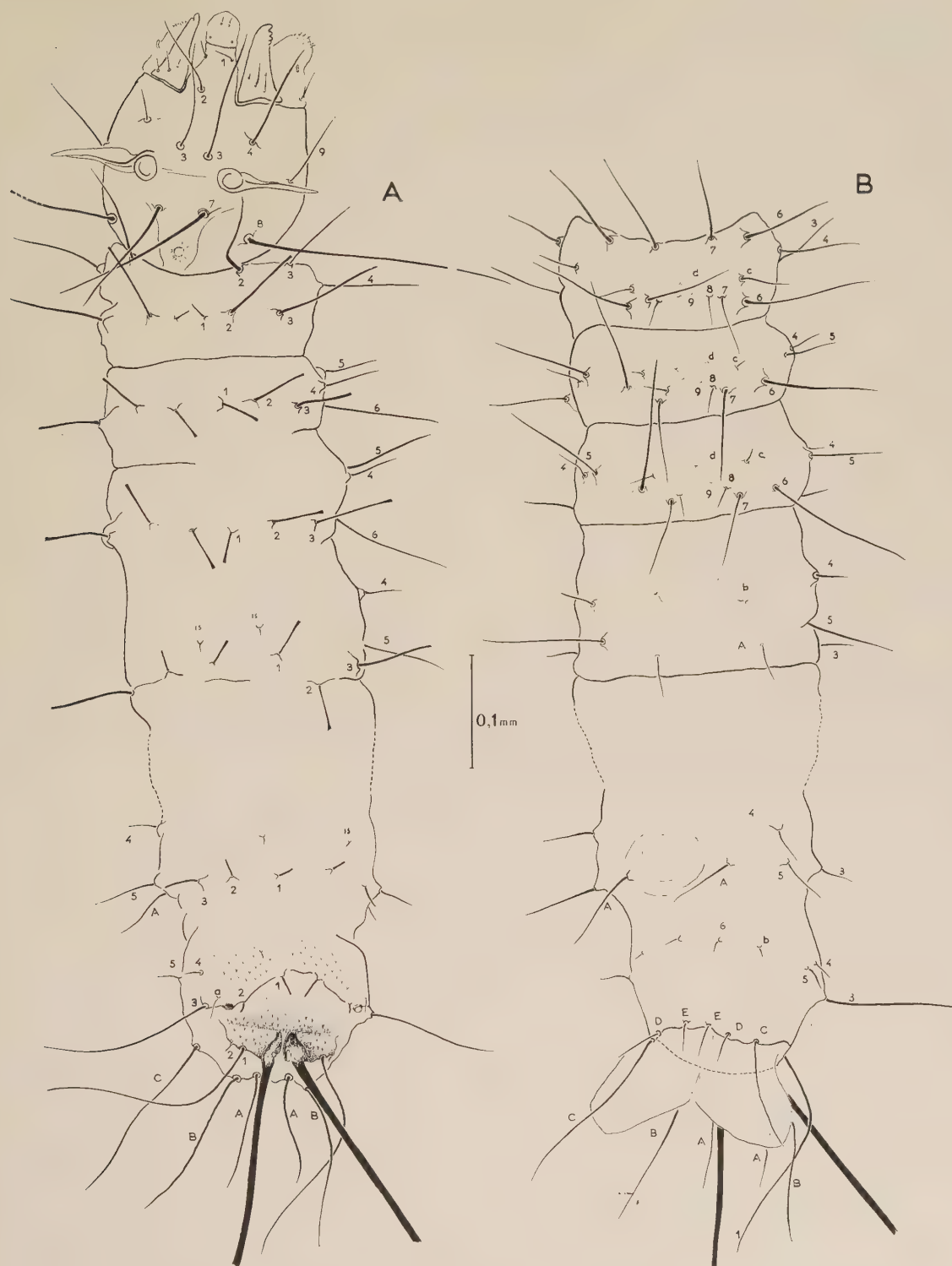


FIG. 17. — *Spelaeophlebotomus gigas* : larve au premier stade ; A, vue dorsale ; B, vue ventrale.

Les soies pleurales et sternales présentent un certain nombre de caractères vus chez la larve au stade IV. Elles sont toutes lisses, les soies 5 sont plus longues que les soies 4 à l'abdomen. Aux segments du thorax, les soies 6 et les microsoies (*d*) sont particulièrement développées tandis que les soies 9 sont rudimentaires.

2.2.2.2.3. — Caractères spécifiques de la larve de *Spelaeophlebotomus gigas*

Ces caractères sont les suivants :

- 9 soies céphaliques lisses ;
- les soies dorsales, lisses sur la plus grande partie de leur longueur et présentant un bouquet d'épines terminal ;
- la présence d'une soie supplémentaire *3bis* au VIII^e segment abdominal chez la larve du stade IV ;
- les soies sternales du mésothorax et du métathorax ;
- le développement inaccoutumé de certaines microsoies.

Etant donné certains traits de la nervation alaire chez l'adulte, ABONNENC (1965) avait décidé d'élever le sous-genre *Spelaeophlebotomus* (Theodor, 1948) au rang de genre. La découverte de la larve de *Spelaeophlebotomus gigas* et de ses caractères bien particuliers, apporte, s'il en était besoin, des arguments nouveaux en faveur de cette décision.

2.2.3. — LA NYMPHE.

2.2.3.1. Description de la nymphe de *Phlebotomus mirabilis* et de *Spelaeophlebotomus gigas*.

La nymphe de *Phlebotomus mirabilis* (fig. 18) a été étudiée d'après plusieurs exuvies nymphales de femelles et de mâles éclos dans notre élevage (préparations n° 115 GVB, 117 GVB, 118 GVB, 129 GVB, 130 GVB, 131 GVB, 133 GVB), celle de *Spelaeophlebotomus gigas* (fig. 19) d'après plusieurs nymphes et exuvies nymphales récoltées dans les gîtes larvaires (préparations n° 311 GVB à 314 GVB et 416 GVB à 422 GVB). Ces préparations sont actuellement en notre possession ; quelques-unes d'entre elles sont déposées au Centre O.R.S.T.O.M. de Bondy.

Les nymphes de ces deux espèces et notamment celles de *Spelaeophlebotomus gigas* sont de taille relativement grande. Six nymphes de chaque espèce ont été mesurées. Les résultats furent les suivants :

Longueur totale du corps chez *Spelaeophlebotomus gigas* : 4 mm à 4,8 mm.

Longueur totale du corps chez *Phlebotomus mirabilis* : 3,1 mm à 3,8 mm.

La nymphe, comme chez tous les *Phlebotominae*, présente deux parties principales : le céphalothorax et l'abdomen (fig. 18 et 19).

Le céphalothorax est lui-même composé de la tête, du prothorax, du mésothorax et du métathorax. Soudés entre eux, ces différents éléments du céphalothorax sont, cependant, assez nettement délimités et facilement repérables.

La tête est séparée du prothorax par un profond sillon. Sa surface présente plusieurs protubérances épousant les formes des organes sous-jacents : yeux, clypeus, palpes, antennes. La segmentation de ces dernières est très nettement ébauchée.

Le prothorax porte la première paire de pattes et latéralement les stigmates respiratoires antérieurs (stigmates mésothoraciques ayant migré ?). Un sillon peu accusé le sépare du mésothorax.

Ce dernier, antérieurement, présente deux lobes paramédians coniques : les tubercules mésothoraciques. Les ailes, à leur angle basal, portent un lobe appelé lobe préalaire et généralement garni de quelques soies.

Le métathorax, très bien individualisé, se présente dorsalement comme un segment relativement étroit, tandis que ventralement, il déborde sur le premier segment abdominal.

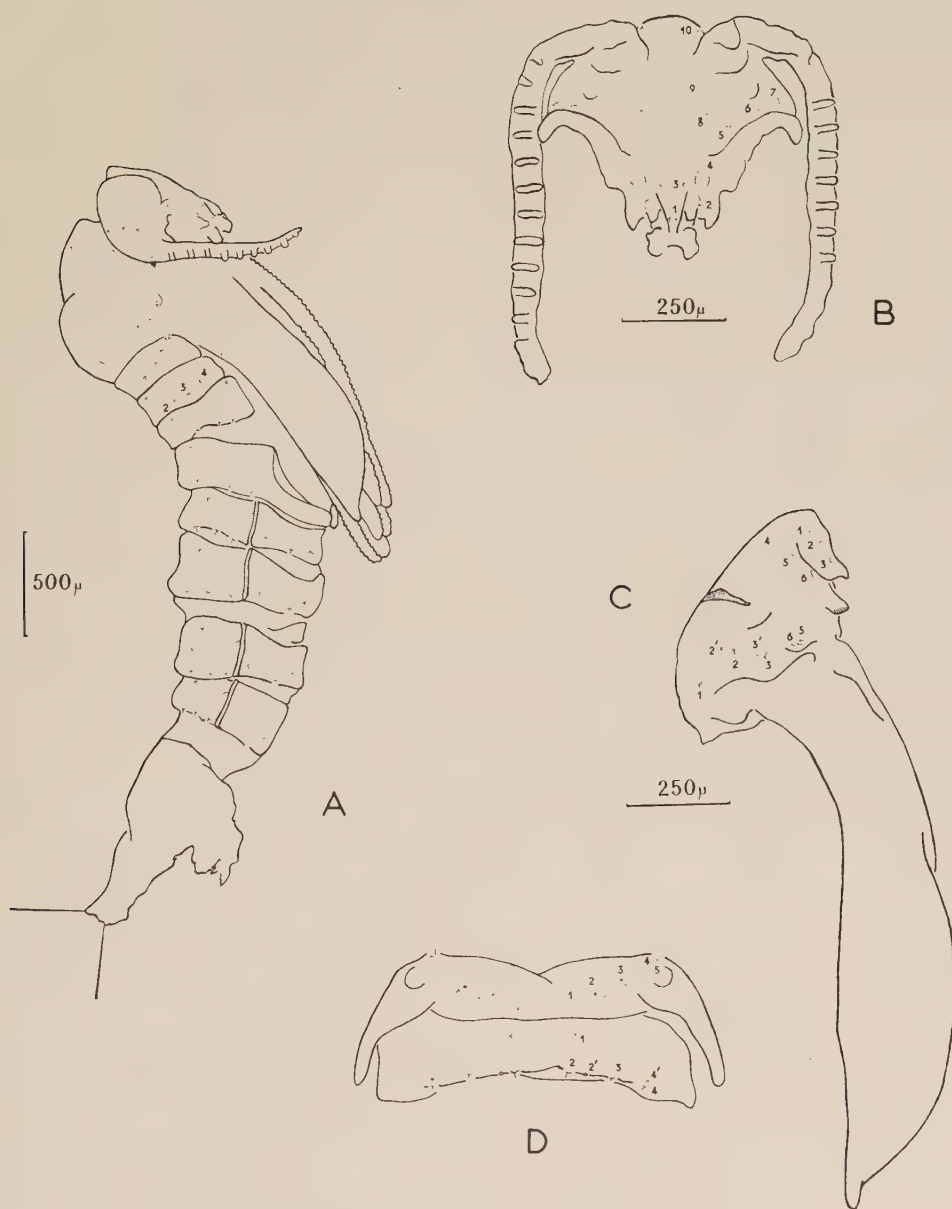


FIG. 18. — *Phlebotomus mirabilis*, nymphe ; A, nymphe entière vue de profil ; B, tête vue de face ; C, prothorax et mésothorax vus de profil ; D, métathorax et premier segment abdominal en vue dorsale.

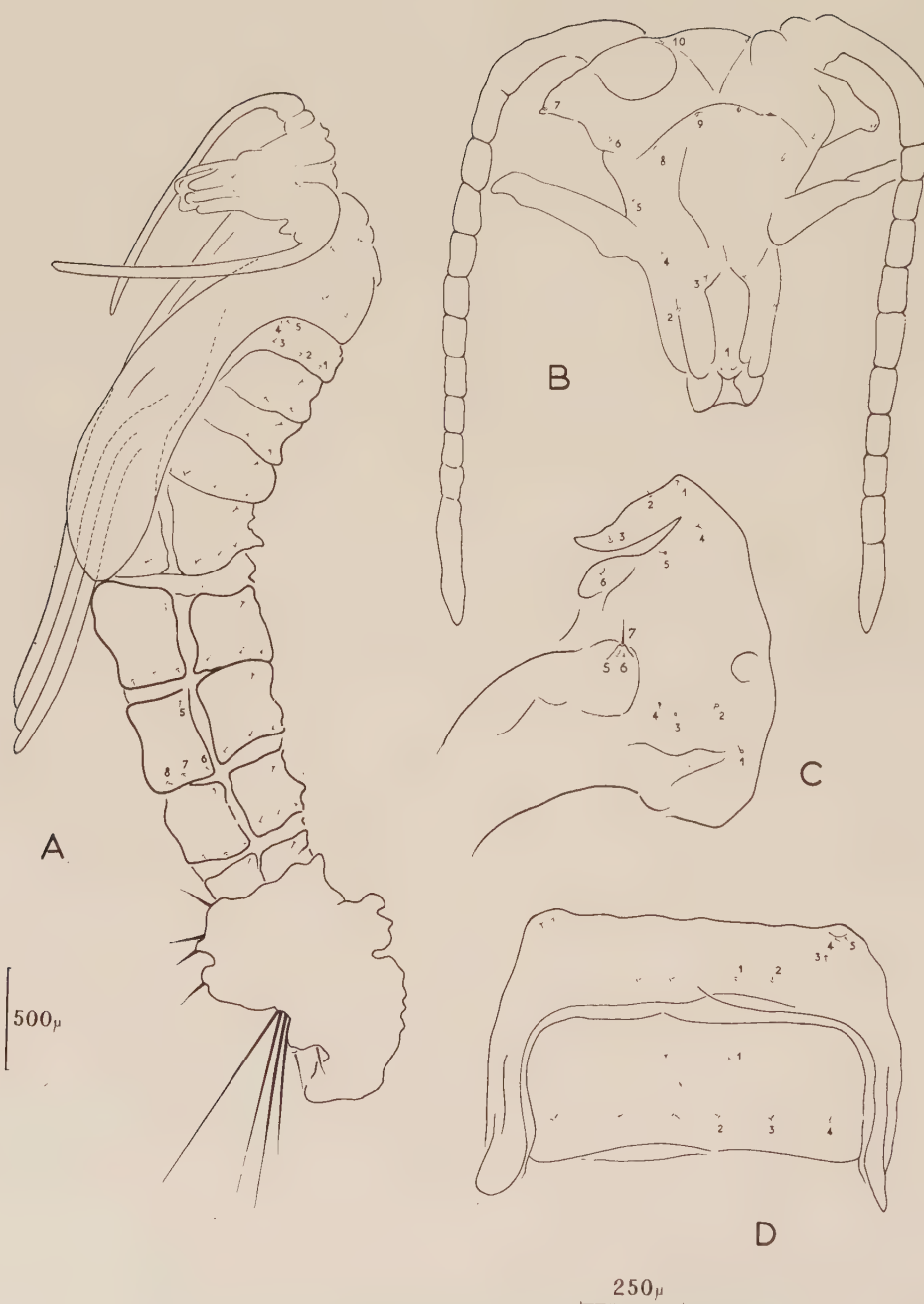


FIG. 19. — *Spelaeophlebotomus gigas*, nymphe ; A, nymphe entière vue de profil ; B, tête vue de face ; C, prothorax et mésothorax vus de profil ; D, métathorax et premier segment abdominal en vue dorsale.

L'abdomen est formé de neuf segments tous bien différenciés ; les deux premiers n'ont pas de sternite apparent ; le segment VIII portant latéralement des stigmates respiratoires postérieurs et le segment IX sont cachés par l'exuvie larvaire que conserve la nymphe et qui lui sert de support. Plusieurs familles de Diptères Nématocères présentent cette particularité. Les nymphes de certains *Mycetophilidae* comme les *Phlebotominae* portent à la partie postérieure de l'abdomen la dépouille larvaire rétractée. Chez les *Limnobiidae*, les nymphes retiennent l'exuvie larvaire qui sert de lien d'attache à la plante nourricière. Chez les *Scatopsidae*, l'exuvie larvaire protège la nymphe immobile ; seule, la partie antérieure est déchirée, permettant l'érection des cornes respiratoires thoraciques bifides. Enfin, chez certains *Cecidomyiidae*, la dernière exuvie larvaire constitue un véritable puparium durci comparable à celui des Diptères Supérieurs.

La nymphe est ornée d'un certain nombre de soies, généralement très courtes et difficiles à voir, mais que nous avons pu cependant observer chez les deux espèces qui nous intéressent :

- 10 paires de soies céphaliques (fig. 20, A) ;
- 6 paires de soies pronotales (fig. 20, B) ;
- 6 ou 7 paires de soies mésonotales dont 2 ou 3 préalaires (fig. 20, C). Chez *Phlebotomus mirabilis*, nous n'en avons observé que deux. Chez *Spelaeophlebotomus gigas*, il y a deux microsoies (5 et 6), et une soie bien développée, longue et forte, visible au fort grossissement de la loupe binoculaire. Mais cette soie tombe vraisemblablement dans la plupart des cas, car nous ne l'avons observée que sur deux exemplaires. Sur d'autres préparations, près des deux microsoies, on peut observer le point d'insertion de cette soie caduque.
- 5 paires de soies métanotales (fig. 21, A) ;
- 4 paires de soies dorsales sur le premier segment abdominal (fig. 21, B) ;
- 6 paires de soies dorsales sur le 2^e segment abdominal ;
- 4 paires de soies dorsales et 4 paires de soies ventrales du 3^e au 8^e segment abdominal ; le 9^e segment est glabre.

La nomenclature employée pour ces soies est celle d'ABONNENC (1956).

Signalons, enfin, que nous avons observé comme cet auteur, en divers endroits de la nymphe, un certain nombre « d'organes circulaires rappelant l'ouverture d'un stigmate ». Le rôle de ces organes n'est pas connu ; ils se rencontrent généralement dans le voisinage d'une soie. Chez *Phlebotomus mirabilis*, nous en avons observé :

- près des soies céphaliques 3, 4, 6 et 9 ;
- près des soies mésothoraciques 2 et 3 ;
- près des soies métathoraciques 2 et 3 ;
- près des soies abdominales 2 et 4.

Chez *Spelaeophlebotomus gigas*, nous n'en n'avons pas vu.

2.2.3.2. — Caractères spécifiques de ces nymphes.

Chez la plupart des espèces éthiopiennes connues, la nymphe ne présente pas de caractères spécifiques permettant de définir son appartenance à une espèce en l'absence de l'adulte. *Phlebotomus mirabilis* et *Spelaeophlebotomus gigas* ne font guère exception à cette règle. Retenons, cependant, que la présence d'une soie relativement longue et forte sur le lobe préalaire est, jusqu'à plus ample connaissance, un caractère propre à *Spelaeophlebotomus gigas*.

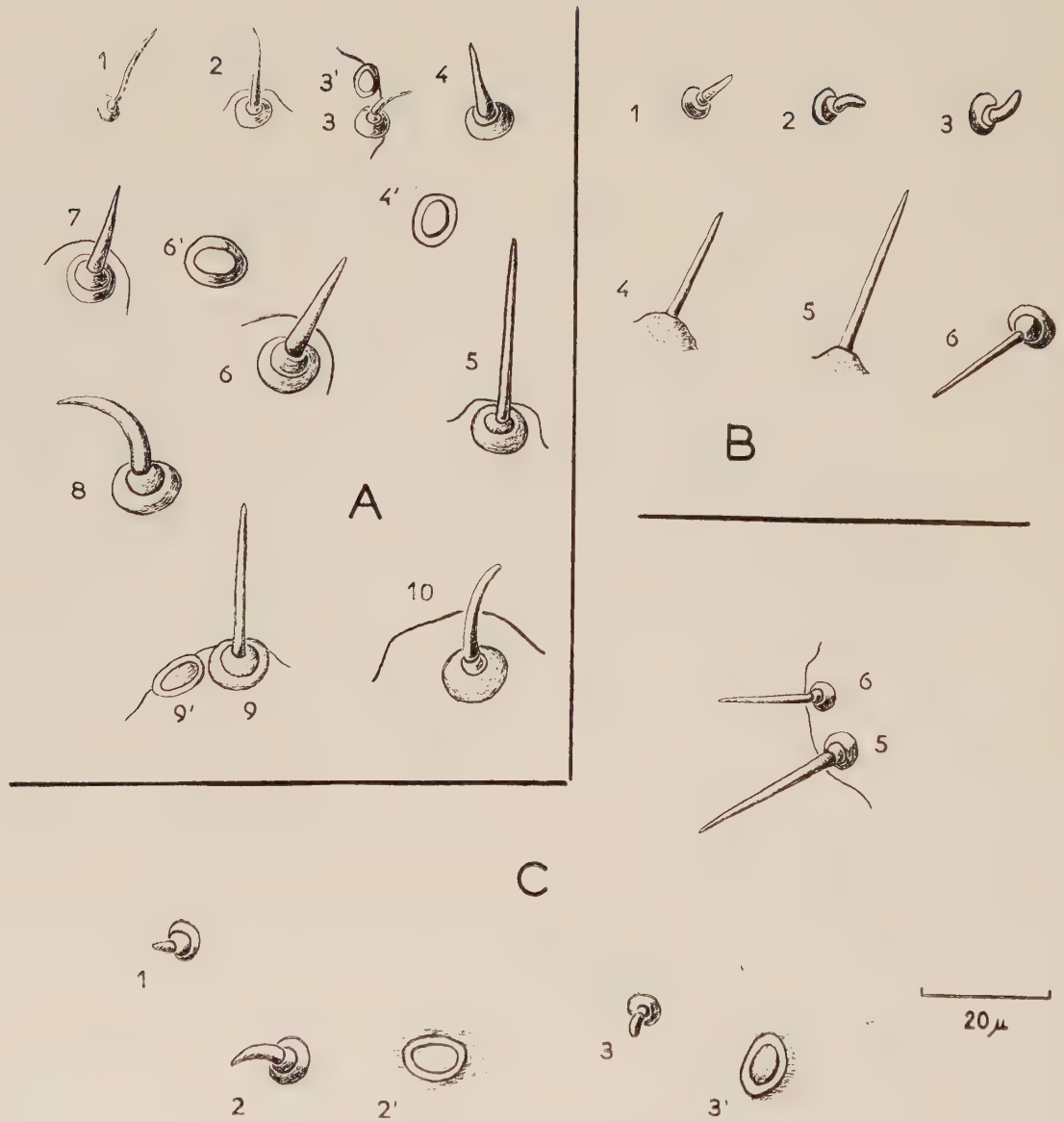


FIG. 20. — *Phlebotomus mirabilis* : soies de la nymphe ; A, soies céphaliques ; B, soies du prothorax ; C, soies du mésothorax.

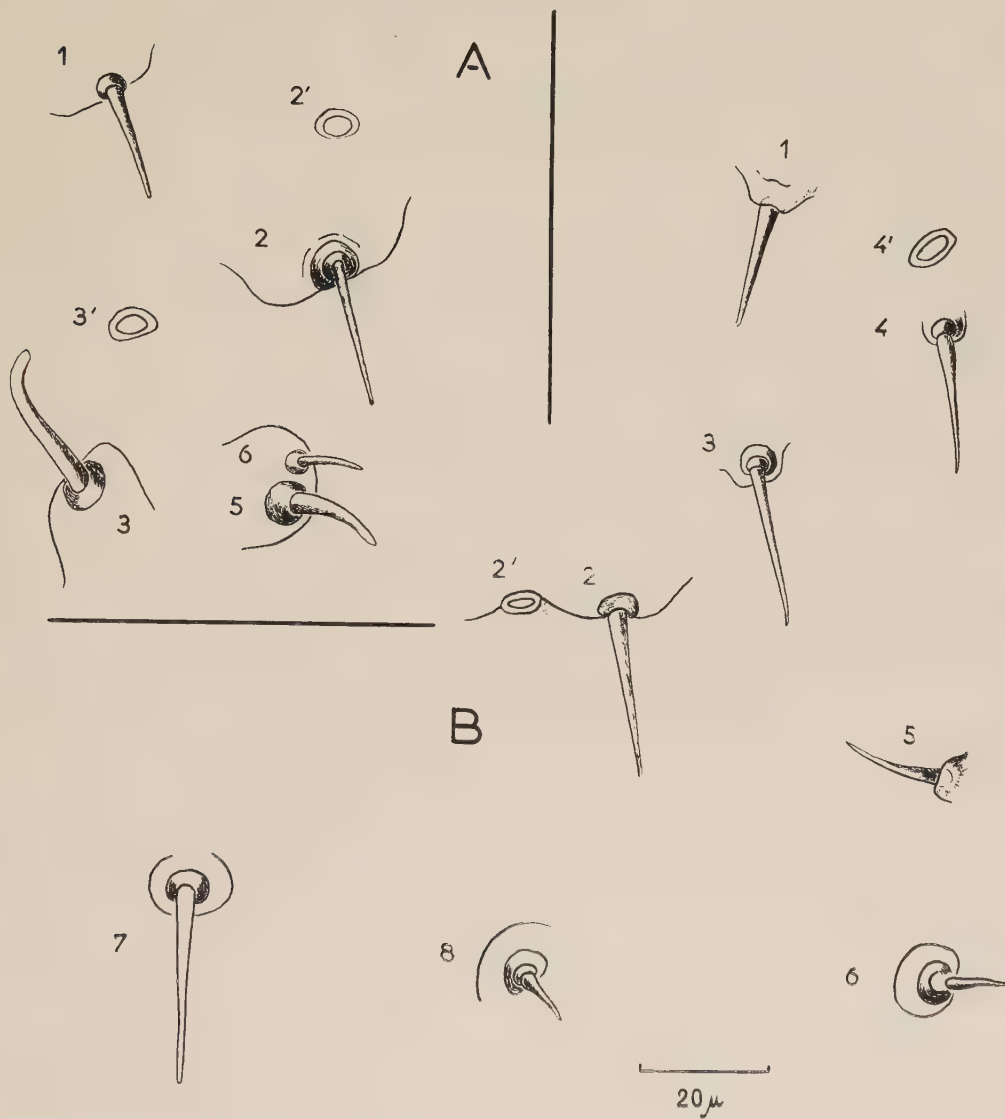


FIG. 21. — *Phlebotomus mirabilis* : soies de la nymphe ; A, soies du métathorax ; B, soies abdominales.

3. RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

Huit espèces de Phlébotomes cavernicoles sont actuellement connues sur le continent africain. Près de quarante grottes, inégalement réparties entre dix pays différents, les abritent (fig. 22).

Les espèces de Phlébotomes dont nous donnons la répartition géographique dans ce mémoire, sont considérées par nous comme cavernicoles (troglophiles ou troglobies) :

- soit parce que nous en connaissons plus ou moins la biologie pour l'avoir personnellement étudiée, c'est le cas notamment de *Spelaeophlebotomus gigas* et de *Phlebotomus mirabilis* ;
- soit parce que ces espèces n'ont été récoltées que dans des grottes et dans des zones suffisamment profondes de celles-ci.

Nous ne mentionnerons pas les espèces troglodéennes ou faisant partie de « l'association pariétale » telles que, par exemple *Phlebotomus renauxi* Parrot et Schwetz, 1937 (ADAM et ABONNENC, 1960) que nous avons pu observer personnellement à l'entrée de la grotte de Kila-N'Tari dans la partie appelée « galerie du métro », ou *Phlebotomus guggisbergi* Kirk et Lewis, 1952.

3.1. Répartition des espèces étudiées par l'auteur.

3.1.1. — SPELAEOPHLEBOTOMUS GIGAS.

3.1.1.1. — *Rappel bibliographique* (fig. 22).

Spelaeophlebotomus gigas est la première espèce de Phlébotome cavernicole découverte en région éthiopienne. Dépigmentée, de forme grêle, de grande taille et dotée de longues pattes, elle fut tout d'abord récoltée dans la « Grande Grotte » de Thysville (Territoire des Cataractes) dans l'actuelle République Démocratique du Congo-Kinshasa et décrite, en 1937, par L. PARROT et J. SCHWETZ, d'après une femelle.

En 1938, le mâle de *Spelaeophlebotomus gigas* est recueilli dans une petite grotte de ce même territoire, près de Matadi (point d'eau du village de Luadi-Soro) et décrit par PARROT et WANSON.

Quinze années plus tard, en 1949, LELEUP récolte plusieurs exemplaires de cette espèce dans trois cavernes du Territoire des Cataractes. Une femelle est observée tandis qu'elle prend son repas sur un Microchiroptère. « Il n'est pas exclu, écrit alors LELEUP, que *Phlebotomus gigas*, soit transmetteur d'hémosporidies aux Chauve-souris fréquentant les grottes qu'il peuple ».

Pendant dix-huit années *Spelaeophlebotomus gigas* n'est connu que du seul Congo-Kinshasa. Il est vrai qu'en Afrique intertropicale les acquisitions de la biospéléologie sont encore restreintes et les biospéléologues peu nombreux, aussi, ne faut-il pas croire trop tôt à l'étroite endémicité de cette espèce.

En effet, les découvertes successives au Congo-Kinshasa de Diptères hématophages cavernicoles : *Spelaeophlebotomus gigas* en 1936, *Anopheles vanhoofti* Wanson et Lebied en 1945, *Anopheles rodhaini* Leleup et Lips en 1950, *Anopheles faini* en 1952, vont amener certains entomologistes médicaux de l'O.R.S.T.O.M. à prospecter les grottes de plusieurs autres territoires africains.

C'est ainsi que J.-P. ADAM, en 1955, au Cameroun, à Akok-Bekue, près de Mbalmayo, récolte un exemplaire de *Spelaeophlebotomus gigas* dans une grotte semi-obscure creusée dans le grès à cinquante kilomètres au sud-ouest de Yaoundé.

En 1958 (ADAM et BAILLY-CHOUMARA, 1964) des mâles et des femelles de cette même espèce sont capturés dans la grotte « des Chimpanzés » à Kindia en Guinée. Cette grotte est creusée dans le gneiss (ADAM, BAILLY-CHOUMARA et ABONNENC, 1960) à la base d'une falaise de trente mètres. Dans la salle terminale, l'éclairage est nul et l'humidité

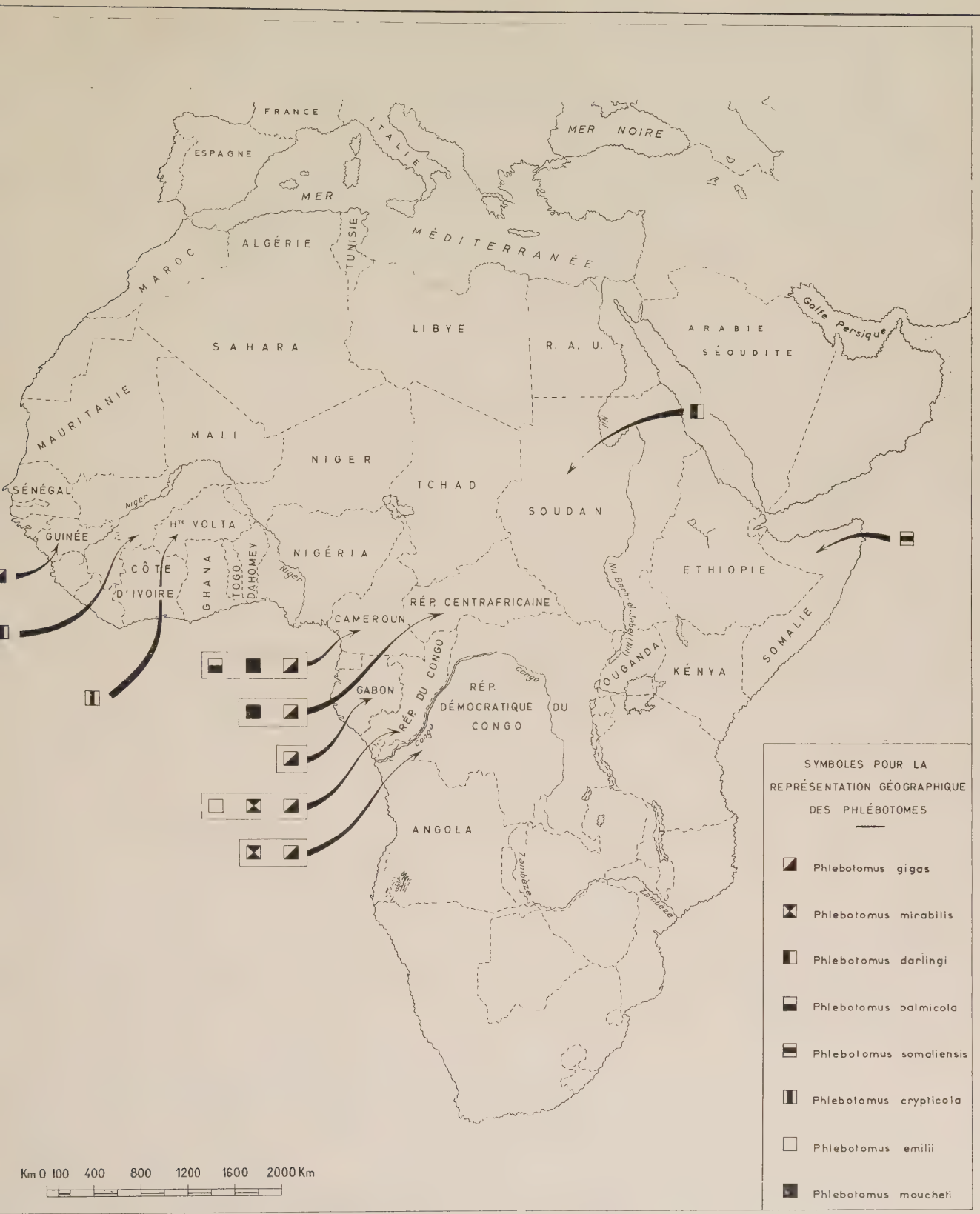


FIG. 22. — Carte de répartition géographique des Phlébotomes cavernicoles.

dité voisine de la saturation. « Cette salle, disent les auteurs, comporte des prolongements à plafond surbaissé, impénétrables à l'homme, où les traces de porc-épic sont nombreuses (marques de pas, piquants). C'est dans ces couloirs de faible section, en pleine obscurité, que se trouvent les *Spelaeophlebotomus gigas* ».

3.1.1.2. — Observations :

Au Congo-Brazzaville (fig. 22, 23 et 24).

Les entomologistes médicaux de l'O.R.S.T.O.M. ont entrepris sur ce territoire des prospections en milieu cavernicole depuis 1960 (*). Les cavités y sont nombreuses ; du nord au sud et d'ouest en est, elle se répartissent comme suit (fig. 23).

- deux grottes dans la région de Divénié (vallée de la Nyanga) ;
- quatre grottes dans la région de Sibiti (réseau hydrographique de la Luadi, affluent du Niari) ;
- quatre grottes dans la région de Loudima (vallée de la Loudima, affluent du Niari) ;
- la grande grotte de Kila-N'Tari ;
- trente-six grottes dans le massif de Bangou.

Spelaeophlebotomus gigas colonise un grand nombre de ces cavités. Il a été récolté :

- à Kila-N'Tari, en 1960, par J.-P. ADAM dans une salle gigantesque dont la voûte peut atteindre quarante mètres. Nous y sommes personnellement allée en mars 1963, mais n'avons pas retrouvé cette espèce. La densité de la population doit y être très faible.
- dans une vingtaine de grottes du massif de Bangou :
 - 1° Matouridi, visitée par J.-P. ADAM dès 1960 ; nous y avons retrouvé en 1963 quelques rares *Spelaeophlebotomus gigas* dans la grande salle et dans un laminoir (1 et 2).
 - 2° Meya-Nzouari, connue depuis 1961 et dont il sera abondamment question dans les chapitres suivants (3 et 4).
 - 3° M'Passa, visitée superficiellement en 1961 ; quelques *Spelaeophlebotomus gigas* furent récoltés (3 et 5) lors d'une seconde prospection en 1964.
 - 4° Meya-Village ou Meya II, découverte et prospectée pour la première fois en 1963 (5).
 - 5° M'Vounda (5) visitée en 1963.
 - 6° Bitorri, découverte en 1964 et qui est devenue notre laboratoire souterrain (6).
 - 7° Malala II, que nous avons découverte et prospectée pour la première fois en 1965.
 - 8° Bimbi,
 - 9° Grotte Bernard,
 - 10° Grotte Nzao.
 - 11° Meya III,
 - 12° M'Poka II,

} découvertes en 1967, par B. GEOFFROY.

(*) Les nombreuses découvertes et prospections de grottes au Congo-Brazzaville sont le résultat d'un long et fructueux travail en équipe lancé et animé par J.-P. ADAM et auquel nous avons participé personnellement de 1962 à 1969. Nous devons la découverte d'un certain nombre de grottes à MM. B. GEOFFROY et F. LEPONT qui furent successivement techniciens au laboratoire d'Entomologie médicale du Centre O.R.S.T.O.M. de Brazzaville à partir de 1965.

(1) J.-P. ADAM, 1960. — Document multigraphié.

(2) J.-P. ADAM et G. VATTIER, 1963. — Document multigraphié.

(3) J.-P. ADAM, 1961. — Document multigraphié.

(4) J.-P. ADAM, G. VATTIER et F. X. PAJOT. — Document multigraphié.

(5) J.-P. ADAM, G. VATTIER et M. DEMELLIER, 1964. — Document multigraphié.

(6) J.-P. ADAM et G. VATTIER, 1964. — Document multigraphié.

- nous connaissions ces grottes depuis 1963, mais n'y avions récolté aucun Phlébotome ; en 1968, F. LEPONT fait une nouvelle prospection et en récolte quelques-uns.
- 13° Malala I,
 - 14° Moussia,
 - 15° Grotte Paul en 1968,
 - 16° Grotte Gilbert en 1968,
 - 17° Manfini ou Manfikini en 1968,
 - 18° Moutembessa en 1969,
 - 19° Founta en 1969,
 - 20° Yengo en 1969.
- découvertes par F. LEPONT.
- dans deux grottes de la région de Sibiti :
- 1° Bianga,
 - 2° M'Biala.
- découvertes en 1969 par F. LEPONT.
- dans deux grottes de la région de Divénié :
- 1° Bacongo,
 - 2° Mounangadia Dianga.
- découvertes en 1969 par F. LEPONT.

Les populations de *Spelaeophlebotomus gigas* dans ces vingt-cinq grottes sont d'inégale densité. Celle-ci est même parfois très basse ; à Kila-N'Tari ou Matouridi, par exemple. Bien que nous n'ayons pas eu pour des raisons indépendantes de notre volonté la possibilité de prospector personnellement toutes les grottes récemment découvertes et plus précisément celles connues depuis 1969, nous considérons que les plus riches et les plus intéressantes pour l'étude de *Spelaeophlebotomus gigas* sont : Meya-Nzouari, Meya-Village ou Meya II, Malala II, Bimbi, Manfikini, tout au moins dans l'état actuel de nos connaissances, car bien des cavités restent vraisemblablement à découvrir.

Dans d'autres territoires.

Etendant les prospections en milieu cavernicole aux états limitrophes du Congo-Brazzaville, J.-P. ADAM récolte en 1966, plusieurs Phlébotomes qu'il nous confie pour étude.

Deux exemplaires de *Spelaeophlebotomus gigas* proviennent de la grotte de Massa au Gabon. Cette grotte est creusée dans un sol très riche en fer. Sa formation résulte vraisemblablement d'affouillement de zones plus friables sous des plaques de cuirasse latéritique.

Deux autres spécimens, deux mâles de la même espèce ont été capturés dans la grotte de M'Baiki en République Centrafricaine.

3.1.2. — PHLEBOTOMUS MIRABILIS.

3.1.2.1. — *Rappel bibliographique* (fig. 22).

Deux années environ après la découverte de *Spelaeophlebotomus gigas* par J. SCHWETZ, une prospection dans la grotte de Thysville permet la capture par Edouard DEFLINES, Agent sanitaire du Chemin de Fer du Bas-Congo, d'une deuxième espèce de Phlébotome cavernicole : *Phlebotomus* (*Prophlebotomus*) *mirabilis* dont les deux sexes sont décrits par PARROT et WANSON en 1939. En 1945, de nouvelles récoltes, toujours dans la grotte de Thysville, autorisent ces deux auteurs à compléter la description des deux espèces *Spelaeophlebotomus gigas* et *Phlebotomus mirabilis*. La même année, WANSON et LEBIED (1946) décrivent l'habitat de ces Phlébotomes cavernicoles.

Creusée dans une formation schisto-calcaire, la « grande Grotte » de Thysville se présente comme un système de « galeries étagées entièrement souterraines... et se termine en impasse après un trajet de 1.800 mètres ». Tantôt haute de voûte, tantôt

basse, elle comprend trois parties : la première « est d'un accès facile et se termine dans une vaste salle très large et très haute, dite « salle des Chauves-souris », la deuxième est pénible, car il faut y ramper, soit à sec, soit dans l'eau, la troisième n'est accessible qu'aux alpinistes ». Les eaux de suintement se rassemblent en un ruisseau qui traverse la grotte, ou s'accumulent pour former de petits lacs. L'entrée de la grotte s'ouvre au fond de la vallée au bas d'une haute falaise calcaire. Le lit d'un ruisseau, desséché en saison sèche y conduit. Lors des pluies, ce ruisseau extérieur, gonflé par les eaux de la vallée, rend la visite dangereuse, voire impraticable ».

Des Microchiroptères appartenant à l'espèce *Miniopterus inflatus* Thomas occupent cette grotte et sont particulièrement nombreux dans la salle dite « des Chauves-souris », à 300 mètres de l'entrée. Cette salle est également le lieu d'élection de *Spelaophlebotomus gigas* et *Phlebotomus mirabilis* qui y vivent dans l'obscurité complète.

En 1952, KIRK et LEWIS signalent *Phlebotomus mirabilis* à Bwamba dans l'Ouganda, mais ne précisent pas s'il fut récolté dans une grotte ou à l'extérieur.

3.1.2.2. — *Observations au Congo-Brazzaville* (fig. 22, 23, 24 et 25).

Plusieurs grottes du Congo-Brazzaville abritent également *Phlebotomus mirabilis*. Dès 1960, une cinquantaine d'adultes des deux sexes est récoltée dans la grotte de Matouridi (1), et quelques exemplaires sont recueillis à Kila-N'Tari.

Mais c'est surtout dans les grottes de Meyá-Nzouari et de Doumboula près de Loudima (VATTIER, 1966) que l'espèce constitue une population particulièrement dense. A Meyá-Nzouari, *Phlebotomus mirabilis* cohabite avec *Spelaophlebotomus gigas*, mais il est beaucoup plus abondant que lui (2 et 3).

Plusieurs exemplaires ont été recueillis dans les grottes de Bimbi et de Nzao, dans la grotte Gilbert et à M'Poka II. Enfin nous avons capturé deux femelles dans la grotte du Viaduc à Loudima.

3.1.3. — *PHLEBOTOMUS EMILII* (fig. 22, 23 et 25).

Au Congo-Brazzaville, en juin 1964 et en avril 1965, dans la grotte de Doumboula, six Phlébotomes mâles appartenant à une espèce nouvelle : *Phlebotomus emilii* Vattier, 1966, sont récoltés par J.-P. ADAM et nous-même.

Au cours des mois d'août et septembre 1967, lors d'une mission de sept semaines, de nouvelles prospections dans la grotte de Doumboula nous font connaître la femelle de *Phlebotomus emilii*.

La même année, un couple de *Phlebotomus emilii* est récolté dans la grotte de M'Poka II.

3.1.4. — *PHLEBOTOMUS MOUCHETI*.

Nous avons décrit cette espèce en collaboration avec E. ABONNENC, en 1967. Deux femelles seulement sont connues : l'une récoltée par J. MOUCHET au Cameroun (grotte de Kumba), l'autre par J.-P. ADAM en République Centrafricaine (grotte de Bébé).

Il s'agit là d'une espèce très proche de *Phlebotomus mirabilis*. La spermathèque cependant permet de très bien distinguer les deux espèces.

3.2. Répartition géographique des autres espèces connues en Afrique.

3.2.1. — *PHLEBOTOMUS DARLINGI* (fig. 22).

Phlebotomus darlingi est d'abord décrit par LEWIS et KIRK en 1954, d'après un

(1) J.-P. ADAM, 1960. — Document multigraphié.

(2) J.-P. ADAM, G. VATTIER et F. X. PAJOT. — Document multigraphié.

(3) J.-P. ADAM et G. VATTIER, 1965. — Document multigraphié.

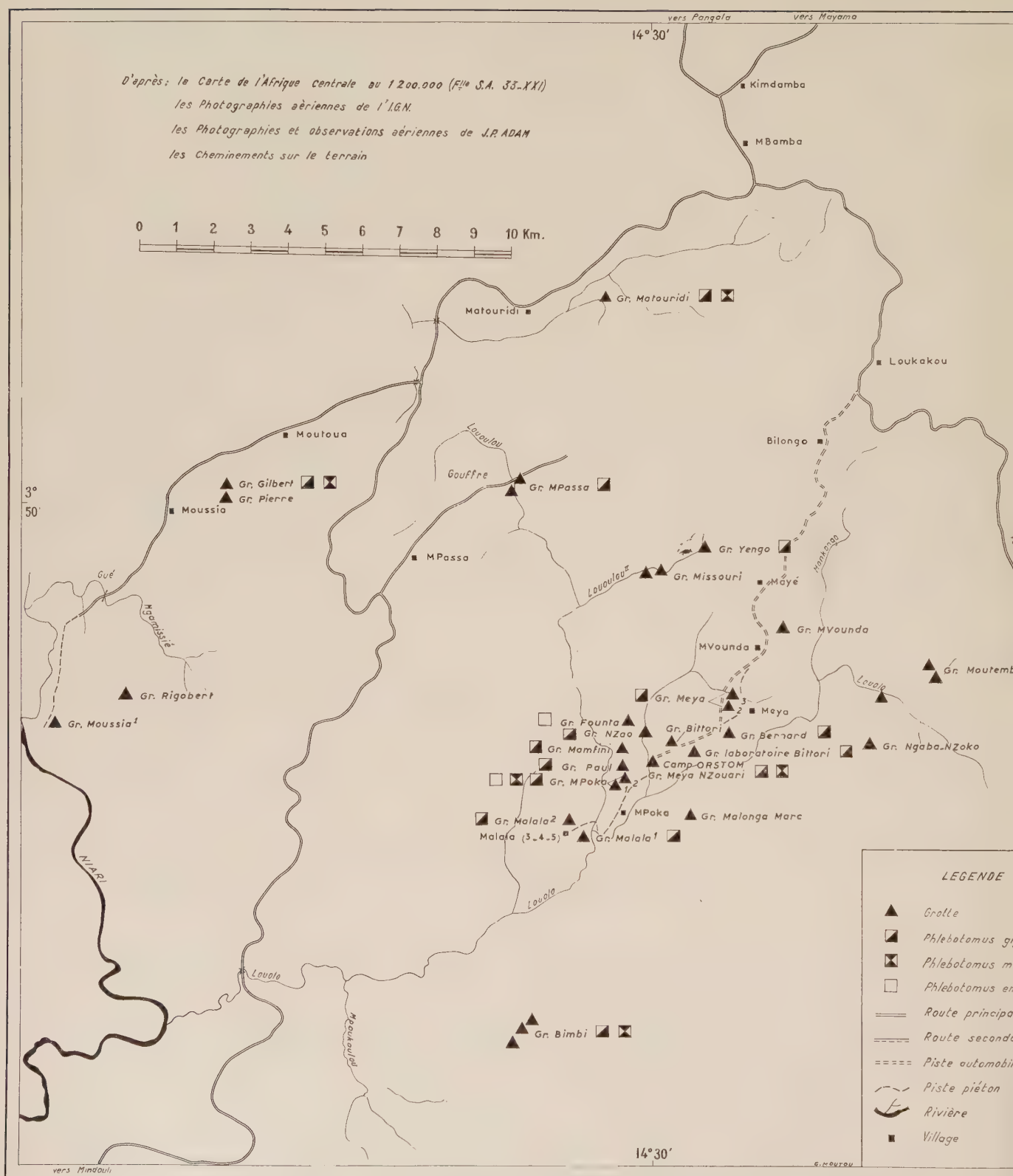


FIG. 24. — Carte de répartition des Plébotomes dans les grottes de la forêt de Bangou

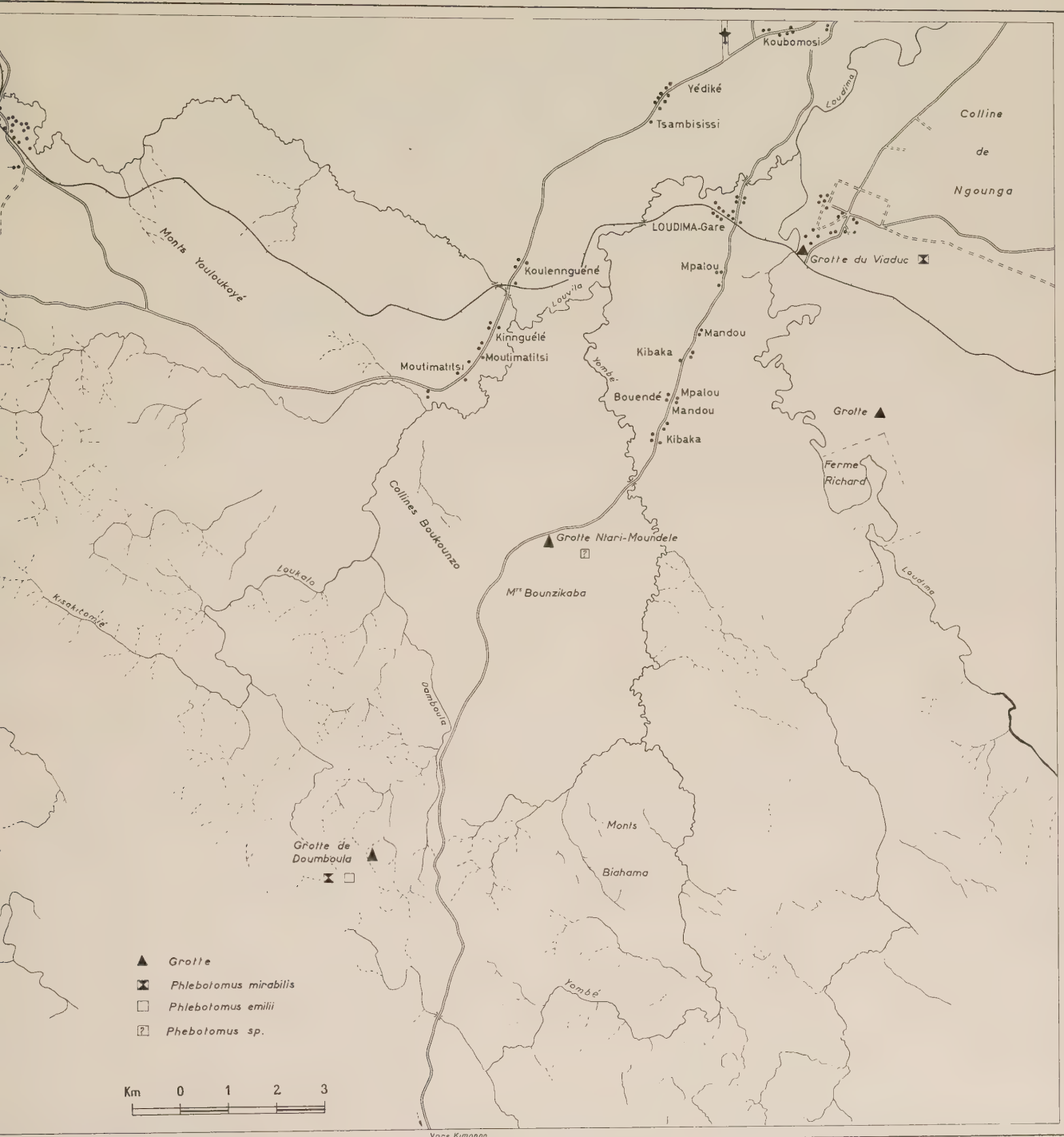


FIG. 25. — Carte de répartition des Phlébotomes dans les grottes des environs de Loudima.

mâle récolté dans une grotte du Soudan à Jebel Tozi. La femelle est découverte et décrite un peu plus tard par QUTUBUDDIN en 1961.

3.2.2. — PHLEBOTOMUS BALMICOLA (fig. 22).

En 1955, J.-P. ADAM découvre à Akok-Bekue, au Cameroun, *Phlebotomus balmicola* décrit en 1959 par ABONNENC, ADAM et BAILLY-CHOUMARA. Mâles et femelles de cette espèce sont connus. La grotte où ils vivent s'ouvre, à sa partie inférieure, à trois mètres environ au-dessus du fond marécageux de la vallée. Creusée dans le grès, elle comprend une salle principale (ADAM, BAILLY-CHOUMARA et ABONNENC, 1960) sub-lenticulaire de quinze mètres sur vingt, où *Phlebotomus balmicola* figure en nombreux exemplaires. Une importante colonie de Microchiroptères occupe de petites cavités annexes. L'humidité est proche de la saturation. L'éclairement est faible sans être nul. C'est une grotte « sèche ».

Plus récemment, au mois d'août 1967, L. MATILE (communication personnelle), lors d'une mission au Cameroun, récolte *Phlebotomus balmicola* en plusieurs exemplaires à Akok-Bekue et dans la grotte de Nkolbisson près de Yaoundé.

3.2.3. — PHLEBOTOMUS SOMALIENSIS (fig. 22).

Cette espèce décrite par ABONNENC, ADAM et BAILLY-CHOUMARA en 1959 a été capturée en Somalie Britannique dans la grotte de « Shamah Aleh ». Cette dernière (ADAM, BAILLY-CHOUMARA et ABONNENC, 1960) « se trouve dans la chaîne montagneuse qui s'élève, abrupte, au-dessus de la plaine côtière pour s'amortir vers le sud en un plateau qui se continue en Étiopie ». C'est une petite grotte creusée à flanc de coteau dans le calcaire. Elle comprend essentiellement une petite salle d'environ cinq mètres de longueur et trois mètres de largeur, qui se rétrécit en un long boyau d'une quinzaine de mètres. *Phlebotomus somaliensis* a été récolté dans cette salle qui est faiblement éclairée et traversée par un ruisseau. La température y est constante et égale à 23 °C.

3.2.4. — PHLEBOTOMUS CRYPTICOLA (fig. 22).

Phlebotomus crypticola a été décrit par ABONNENC, ADAM et BAILLY-CHOUMARA, en 1959 ; il est de teinte claire ; il possède des yeux réduits ; il vit en pleine obscurité. Cette espèce a été récoltée en de nombreux exemplaires, mâles et femelles, dans la grotte de Missirikoro située à douze kilomètres au sud de Sikasso au Mali (ADAM, BAILLY-CHOUMARA et ABONNENC, 1960). C'est une grotte sèche d'effondrement, creusée dans un « piton gréseux isolé au milieu d'une plaine ». Elle est faite de salles s'ouvrant à l'extérieur, où la pluie pénètre lors des tornades, et de couloirs entièrement obscurs creusés à même la roche. *Phlebotomus crypticola* « a été trouvé aussi bien dans les salles ouvertes et faiblement éclairées qu'au fond des boyaux les plus obscurs ». La température à l'intérieur lors de la prospection était de 28 °C pour 29 ° à l'extérieur.

J.-P. ADAM a capturé dans cette grotte plusieurs espèces de Microchiroptères, déterminés ensuite par AELLEN ; il s'agit de :

- *Hipposideros commersoni gigas* Geof.
- *Hipposideros jonesi* Harnam.
- *Nycteris* sp.
- *Taphozous peli* Temm.

Récemment, en 1969, J.-P. ADAM nous a confié pour détermination un lot important de Phlébotomes récoltés par lui, cette même année, dans la grotte de Pala en Haute-Volta. Cette grotte résulte d'un affouillement sous cuirasse latéritique. Les Phlébotomes, qui se sont révélés être des *Phlebotomus crypticola*, avaient été capturés à l'aide d'un piège C.D.C.

3.3. Phlébotomes cavernicoles des autres parties du monde.

Signalons rapidement que des Phlébotomes « cavernicoles » (?) ont été récoltés en d'autres régions du monde.

C'est ainsi que MARTINS *et coll.* (1961-1962) en indiquent plusieurs espèces dans l'Etat de Minas Gerais au Brésil : telles que *Lutzomyia cavernicola* (COSTA LIMA, 1932) et *Lutzomyia ischnacantha* Martins, Souza et Falcao, 1962.

D'après KOGAI (1958) *Phlebotomus pavlovskyi* Perf., 1933, qui fut récolté pour la première fois en 1932 par PETRISCHEVA en Turkménie dans les grottes de Karakalinsk, est relativement fréquent dans les grottes de Nurata-Tau dans la région de Samarkand en U.R.S.S.

QUATE (1961-1962) de son côté révèle la présence de Phlébotomes dans les grottes de Malaisie et de Bornéo. Ce sont *Phlebotomus (Idiophlebotomus) asperulus* (QUATE et FAIRCHILD, 1961) dans les Batu Caves, et *Phlebotomus (Idiophlebotomus) pholetor* (QUATE et FAIRCHILD, 1961), dans les Gomantong Caves au nord de Bornéo.

En 1965, ce même auteur décrit deux autres espèces du même sous-genre, *Phlebotomus sejunctus* et *Phlebotomus erebicolus*, récoltées dans des grottes aux Philippines.

Ces auteurs, malheureusement, à notre connaissance, n'ont pas eu l'occasion d'effectuer une étude biologique des espèces décrites ce qui interdit de faire des comparaisons avec les Phlébotomes cavernicoles africains. KOGAI signale cependant que, dans la montagne de Nurata-Tau, les emplacements de multiplication des Phlébotomes sont essentiellement les terriers et les grottes qui, sur les pentes, servent d'abris temporaires ou d'habitat aux animaux sauvages : renards, loups, nombreux dans la région. Toujours sur les pentes, mais vers les sommets, il existe des grottes avec de nombreux nids d'oiseaux.

CONCLUSION

En résumé :

Spelaeophlebotomus gigas a été récolté dans 34 grottes de 6 territoires : Guinée, Cameroun, Congo-Kinshasa, Congo-Brazzaville, République Centrafricaine, Gabon.

Phlebotomus mirabilis dans 10 grottes de deux territoires : Congo-Kinshasa et Congo-Brazzaville.

Phlebotomus emilii dans deux grottes du Congo-Brazzaville.

Phlebotomus moucheti dans deux grottes, l'une du Cameroun, l'autre de la République Centrafricaine.

Phlebotomus darlingi dans une grotte du Soudan.

Phlebotomus balmicola dans deux grottes du Cameroun.

Phlebotomus crypticola dans deux grottes, l'une du Mali et l'autre de Haute-Volta.

Phlebotomus somaliensis dans une grotte de Somalie.

Il serait illusoire d'épiloguer sur le caractère endémique ou non des espèces qui n'ont été récoltées que dans une ou deux grottes et en petit nombre ; de même, il serait dangereux de juger de leur qualité de troglobie ou de troglophile. Mais la répartition géographique de *Spelaeophlebotomus gigas* et de *Phlebotomus mirabilis*, la densité de leurs populations dans certaines grottes, les nombreuses observations dont ils ont fait l'objet, nous autorisent en ce qui concerne ces deux espèces à formuler quelques conclusions.

Spelaeophlebotomus gigas ne peut plus être considéré maintenant comme endémique des grottes de la région calcaire de Thysville. Sa répartition géographique, dans l'état actuel de nos connaissances, s'étend de la Guinée au sud du fleuve Congo,

c'est-à-dire du sixième degré de latitude nord au sixième degré de latitude sud ; il présente par ailleurs une certaine variété d'habitat.

En effet, les grottes qui l'abritent sont creusées dans des formations géologiques variées : calcaires, grès, gneiss, roches ferrugineuses. Il colonise les fonds les plus obscurs des cavernes (Thysville, Meyá-Nzouari, Grotte des Chimpanzés...), mais s'aventure aussi dans des zones moins ténébreuses (grotte semi-obscuré de Akok-Bekue, Malala II).

Quant à *Phlebotomus mirabilis*, connu pendant plusieurs années de la seule grotte de Thysville, il voit son habitat étendu à dix cavités grâce aux prospections entreprises au Congo-Brazzaville depuis 1960. Dans deux d'entre elles, il constitue une très importante colonie et nous y avons découvert ses gîtes larvaires.

Il a toujours été rencontré au Congo dans des endroits totalement obscurs et tout son cycle se déroule dans la grotte. Apparemment et dans l'état actuel de nos connaissances, son aire de répartition est beaucoup plus restreinte que celle de *Spelaeophlebotomus gigas*. Toutefois, les récoltes faites par DE BARROS MACHADO en Angola permettent de supposer que *Phlebotomus mirabilis* a des habitats divers et des exigences variées suivant les populations.

Manuscrit reçu le 9 avril 1970.

Contribution à l'étude systématique et biologique des Phlébotomes cavernicoles en Afrique intertropicale (1)

2^e Partie (2)

par

G. VATTIER-BERNARD (3)

RÉSUMÉ.

La deuxième et dernière partie de ce travail comprend :

— *quelques données écologiques : conditions climatiques, description des lieux de repos et de ponte des Phlébotomes cavernicoles, inventaire de la faune associée...*

— *et une étude biologique (cycle évolutif, cycle gonotrophique, préférences trophiques...).* La biologie de *Spelaeophlebotomus gigas* Parrot et Schwetz, 1937, et de *Phlebotomus mirabilis* Parrot et Wanson, 1939, est comparée à celle de *Phlebotomus schwetzi* Adler, Theodor et Parrot, 1929, espèce épigée étudiée au Congo-Brazzaville. Trois caractères particuliers de la biologie des espèces cavernicoles sont à noter : l'allongement du cycle, la dysharmonie gonotrophique, la réduction du nombre des œufs.

ABSTRACT.

The second and last part of this work includes :

— *some ecological data : climatic conditions, descriptions of the sandfly resting and breeding-places, associated fauna...*

— *and a biological study (life history, gonotrophic cycle, feeding habits...).* The biology of *Spelaeophlebotomus gigas* Parrot et Schwetz, 1937, and *Phlebotomus mirabilis* Parrot et Wanson, 1939, is compared to that of an epigeous species *Phlebotomus schwetzi* Adler, Theodor et Parrot, 1929, which has also studied in the Republic of Congo. The cavernicolous species present three biological distinctive features : a longer cycle, a gonotrophic dysharmony, a smaller number of eggs.

(1) Ce sujet a fait l'objet d'une thèse de Doctorat d'Etat soutenue, le 27 juin 1970, à la Faculté des Sciences d'Orsay (n° d'enregistrement aux archives du C.N.R.S. : A.O. 4 973). Jury : MM. BERGERARD (président), DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (rapporteur), PAULIAN et LE BERRE.

(2) La première partie de cette étude est parue dans les *Cahiers O.R.S.T.O.M., Série Entomologie médicale et Parasitologie*, vol. VIII, n° 2, 1970.

(3) Entomologiste médicale de l'O.R.S.T.O.M.

SOMMAIRE

(suite)

4. HABITAT DES ESPECES CAVERNICOLES CONGOLAISES ET DONNEES ECOLOGIQUES

4.1. NOTES GÉOLOGIQUES ET GÉOGRAPHIQUES	233
4.2. CARACTÉRISTIQUES DE CE MILIEU CAVERNICOLE INTERTROPICAL	234
4.2.1. Facteurs climatiques	234
4.2.2. Sources de nourriture	235
4.2.3. Comparaison avec le milieu cavernicole paléarctique	236
4.2.4. Isolement écologique relatif du cavernicole tropical	236
4.3. LIEUX DE REPOS ET DE PONTE DES PHLÉBOTOMES	237
4.3.1. De l'adulte	237
4.3.2. Des stades préimaginaux	238
Description des gîtes larvaires	238
Résultats des analyses de la terre de gîte	239
4.4. FAUNE ASSOCIÉE	240
4.4.1. Vertébrés	240
4.4.2. Invertébrés.	241
4.5. ACTION DE DIFFÉRENTS FACTEURS SUR LES POPULATIONS PHLÉBOTOMIENNES	242
4.5.1. Influence de la présence de l'Homme dans les grottes	242
4.5.2. Influence des crues en saison des pluies	243
4.5.3. Réaction des Phlébotomes à la lumière	245

5. ETUDE BIOLOGIQUE 246

5.1. STADES PRÉIMAGINAUX	246
5.1.1. Données bibliographiques	246
5.1.2. Observations personnelles	249
5.1.2.1. Durée du développement embryonnaire	249
<i>Phlebotomus schwetzi</i> ; <i>Phlebotomus mirabilis</i> ; <i>Spelaeophlebotomus</i> <i>gigas</i>	252
5.1.2.2. Durée totale de la vie préimaginale	252
<i>Phlebotomus schwetzi</i> ; <i>Phlebotomus mirabilis</i> (plusieurs séries d'ob- servations)	252
5.1.2.3. Durée de la vie nymphale	258
<i>Phlebotomus schwetzi</i> ; <i>Phlebotomus mirabilis</i>	258
5.1.3. Conclusion	258

5.2. IMAGO	261
5.2.1. Accouplement et fécondation chez <i>Phlebotomus mirabilis</i>	261
5.2.2. Alimentation et hôtes des trois espèces précitées	
5.2.2.1. Nourriture des mâles	262
5.2.2.2. Préférences trophiques des femelles	262
5.2.3. Etude du cycle gonotrophique	263
5.2.3.1. Définitions	263
5.2.3.2. Données bibliographiques	263
5.2.3.3. Observations personnelles	264
Cycles gonotrophiques de <i>Phlebotomus schwetzi</i> , <i>Phlebotomus mirabilis</i> et <i>Spelaeophlebotomus gigas</i>	264
5.2.3.4. La ponte; mécanisme; importance, bibliographie; observations personnelles chez <i>Phlebotomus schwetzi</i> , chez <i>Phlebotomus mirabilis</i> ; dégénérescence ovarienne; discussion; conclusion	271
5.3. ETUDE DES PARASITES	278
CONCLUSIONS GENERALES	279
REMERCIEMENTS	281
BIBLIOGRAPHIE	281

4. HABITAT DES PHLÉBOTOMES CAVERNICOLES CONGOLAIS ET DONNÉES ÉCOLOGIQUES

Dans ce chapitre, nous nous proposons de présenter le milieu de vie des phlébotomes cavernicoles du Congo-Brazzaville (situation des grottes, conditions climatiques ⁽¹⁾, lieux de repos et de ponte, faune associée), et de montrer les influences que peuvent avoir sur ces phlébotomes certains facteurs, même extrinsèques au milieu souterrain (présence humaine, crues, lumière).

4.1. Notes géologiques et géographiques.

Toutes les grottes qui furent prospectées au Congo-Brazzaville sont creusées dans des terrains schisto-calcaires. Ces schisto-calcaires, comme d'ailleurs tous ceux d'Afrique Centrale, sont caractérisés par une absence déconcertante de fossiles, à l'exception de constructions d'algues calcaires sans signification stratigraphique précise, ce qui conduit les géologues à leur attribuer un âge très ancien : les uns le situent au Cambrien, les autres à la fin du Précambrien (HEUTS et LELEUP, 1954).

Dans l'état actuel de nos connaissances et jusqu'à plus ample prospection, les grottes les plus riches en phlébotomes se situent (la grotte de Doumboula excepté) en bordure de la forêt de Bangou (carte 2, 3) et appartiennent au réseau hydrographique de la Louolo, grande et belle rivière, affluent du Niari.

(1) Nos appareils n'étant pas d'une très grande précision (thermomètre et hygromètre enregistreurs Richard), nous n'avons pu faire une étude écologique très fine et nos mesures demeurent assez grossières malgré l'étalonnage effectué au préalable.

Toute la région du bassin de la Louolo et de ses affluents se présente comme un vaste ensemble de collines couvertes de savane, culminant aux environs de 450 mètres. La monotonie de ce paysage est rompue par la lisière de la forêt de Bangou et par quelques îlots forestiers reliques.

Dans les schisto-calcaires, les rivières ont creusé de profondes vallées, occupées par des galeries forestières; c'est ainsi que le laboratoire souterrain aménagé dans la grotte « cutanée » de Bitorri domine de 110 mètres le lit actuel de la Louolo. Parfois, ces rivières se sont frayé une voie souterraine : telle est, par exemple, l'origine de la grotte de Meya actuellement parcourue par le Nzouari, qui se jette ensuite dans la Louolo. Des dolines boisées sont fréquentes.

Les grottes de Meya-Nzouari et de Doumboula ont déjà été décrites (ADAM et VATTIER, 1964; VATTIER et ADAM, 1966; VATTIER-BERNARD, 1967).

4.2. Caractéristiques de ce milieu cavernicole intertropical.

Le milieu cavernicole en région intertropicale humide présente des caractères écologiques semblables à ceux du milieu cavernicole paléarctique (humidité relative, éclairage, ventilation...). Certains cependant lui sont propres (température, sources de nourriture...). Aussi, au terme de ce paragraphe, il nous a semblé utile de comparer les deux milieux.

4.2.1. FACTEURS CLIMATIQUES.

Des enregistrements prolongés de température et d'humidité relative n'ont pu être effectués que dans les grottes de Meya-Nzouari, Bitorri, Doumboula; mais un certain nombre de mesures ont été relevées lors des prospections dans plusieurs autres cavités.

— *Température.*

Dans les grottes explorées au Congo-Brazzaville et dans lesquelles nous avons pu effectuer des mesures, la température de l'air est de $24,5^{\circ}\text{C} \pm 0,5^{\circ}$; dans les grottes où des enregistrements ont été faits, cette température s'est révélée constante.

L'altitude de ces grottes est comprise entre 350 et 500 mètres environ; il s'agit essentiellement des grottes de la région de Kindamba et de la grotte de Doumboula. De telles mesures n'ont pas, à notre connaissance, été faites dans les grottes de la région de Divénié et de Sibiti.

HEUTS et LELEUP (1954) avaient noté, au cours de leurs prospections dans les cavités du Congo-Kinshasa, des températures variant de 18° à 24°C suivant l'altitude de celles-ci.

— *Humidité relative.*

Les différentes mesures effectuées révèlent une humidité relative variant de 96 à 100 %. Nous avons toutefois enregistré une fois 91-92 % dans la grotte de Doumboula pendant la saison sèche 1967 qui, d'ailleurs, fut particulièrement sévère ⁽¹⁾. Rappelons

(1) Le climat de la région de Loudima beaucoup plus sec que celui de Meya est, en fait, celui où la saison sèche est la plus marquée au Congo-Brazzaville.

que Doumboula est une grotte sèche, sans rivière souterraine, sans la moindre flaque d'eau et, qu'étant donné sa conformation, l'eau reçue au moment des précipitations de la saison des pluies n'y peut séjourner.

— *Eclaircissement.*

A l'exception de quelques grottes vraiment peu profondes comme Malala II, l'obscurité est totale dans la plupart des gîtes à phlébotomes.

— *Ventilation.*

Là où vivent des phlébotomes, il n'existe aucun courant d'air, l'atmosphère est totalement calme, si l'on fait abstraction des lents courants de convection que seules des méthodes spéciales peuvent mettre en évidence (ballons équilibrés).

— *CO₂.*

Aucun dosage de gaz carbonique n'a pu être fait. Nous savons seulement qu'une nappe de ce gaz, insupportable pour l'homme, doit exister dans la grotte de M'Vounda près de Meya. Nous y avons, en effet, tenté une prospection, mais au bout d'un quart d'heure environ, étant donné les troubles respiratoires ressentis par les différents membres de l'équipe, nous avons dû quitter les lieux assez rapidement, d'autant plus qu'il nous fallait, pour sortir, remonter sans corde une pente raide et dangereuse. La dénivellation devait être d'environ cinquante mètres entre l'entrée et le fond de la salle. Parmi la faune récoltée, il est noté dans un rapport de l'époque ⁽¹⁾ : « larves d'Anophèles, Phlébotomes géants, *Phaeophilacris*, Réduves; nous y avons vu également une Roussette ».

4.2.2. SOURCES DE NOURRITURE.

Les grottes abritant des Diptères hématophages se caractérisent souvent par la présence d'une source abondante de nourriture aussi bien pour les imagos que pour les larves.

Les premiers vivent aux dépens d'importantes colonies de chauves-souris : Microchiroptères insectivores et Mégachiroptères frugivores. Les secondes trouvent sur le sol une masse importante d'aliments d'origine variée. Ceux-ci proviennent, en effet, des déjections relativement sèches des Microchiroptères insectivores, des dépôts de guano dus aux colonies de Mégachiroptères frugivores, des débris végétaux amenés par les crues lors d'intenses précipitations anciennes ou plus récentes.

Ces aliments se présentent sous des formes diverses : solutions plus ou moins concentrées dans l'eau des gours et des flaques (gîtes d'élection des larves de *Culicidae*); boues plus ou moins épaisses au bas des surfaces hygropétriques ou sous le goutte à goutte des stalactites; mélange intime avec le sol meuble, soit humide et granuleux, soit pulvérulent et relativement sec (gîtes à larves de Phlébotomes); enfin, masse de guano pur, grouillant de larves de *Ceratopogonidae* (*Dasyhelea adami* Vattier, 1964) et de *Psychodidae* (*Telmatoscopus albipunctatus* Will).

A ces aliments d'origine exogène ou allochtones, selon la terminologie classique de DUDICH (1932), c'est-à-dire provenant de l'extérieur (apports aériens, apports par les eaux, apports par les êtres vivants), s'ajoutent vraisemblablement des aliments d'origine endogène ou autochtones, provenant de la grotte elle-même (rôle des bactéries autotrophes).

(1) J.-P. ADAM, G. VATTIER et M. DEMELLIER, — Avril 1964. Doc. multigr.

4.2.3. COMPARAISON AVEC LE MILIEU CAVERNICOLE PALÉARCTIQUE.

Dans la région paléarctique, le troglobie vit dans un milieu caractérisé par trois facteurs : obscurité totale, hygrométrie très élevée, température basse, dont les deux derniers présentent des variations de très faible amplitude et de basse fréquence. La réunion de ces trois facteurs n'est, par ailleurs, pratiquement jamais réalisée dans le monde extérieur.

Ces facteurs écologiques rendent compte du métabolisme anormalement bas et de l'isolement quasi total du troglobie paléarctique, à tout jamais prisonnier du domaine souterrain qui lui assure seul les conditions nécessaires à sa survivance. Cet isolement écologique va de pair souvent avec des manifestations morphologiques parfois fort révélatrices d'une « évolution régressive » (JEANNEL, 1943).

Les conditions écologiques des grottes de la zone intertropicale sont bien différentes de celles des grottes de région tempérée (VATTIER et ADAM, 1966; VATTIER-BERNARD et ADAM, 1969). L'hygrométrie est toujours très forte, l'obscurité plus ou moins épaisse, mais la température y est plus élevée et la nourriture généralement abondante.

D'une part, une telle température s'avère très favorable à la vie d'Arthropodes à métabolisme normalement assez élevé, en particulier à bon nombre d'Insectes hématophages qui font défaut dans les grottes des régions paléarctiques, et d'autre part, la réunion des facteurs : température élevée et nourriture abondante entraînent, dans certaines grottes, une densité très forte de population. Une idée de cette densité peut être donnée par le résultat de certains piégeages lumineux.

Dans la galerie aval de Meya-Nzouari par exemple, nous avons pris par heure, en juillet 1963, avec un piège à lumière ultra-violette :

- 112 à 431 *Ceratopogonidae*,
- 21 à 156 Diptères divers (autres que *Culicidae* et *Phlebotominae* qui ne venaient pas à la lumière),
- 0,5 à 2 Ephémères,
- 36 à 71 Coléoptères,
- 10 à 72 Hyménoptères,
- 0,5 à 2 Lépidoptères.

Nous pensons intéressant de signaler aussi l'extraordinaire densité des guanobies, même si cette densité ne constitue pas un caractère uniquement propre aux grottes des régions intertropicales. Dans 10 cm³ de guano liquide prélevé dans la galerie aval de Meya-Nzouari, nous avons compté 812 larves et 3 nymphes de *Dasyhelea adami* ainsi que 85 larves et 3 nymphes de *Telmatoscopus albipunctatus*.

Bref, c'est un grouillement de vie qui étonne le biologiste visitant ces grottes (Meya-Nzouari, Doumboula) pour la première fois. Très vite, il pourrait être tenté d'émettre l'hypothèse que ces cavernicoles, apparemment si favorisés par la nature de ce milieu souterrain, ne cherchent pas à en sortir et que, peut-être même, ils y sont fixés pour toujours.

4.2.4. ISOLEMENT RELATIF DU CAVERNICOLE DES RÉGIONS INTERTROPICALES.

En réalité, malgré ces conditions internes très favorables, semble-t-il, à leur développement, l'isolement des cavernicoles en Afrique Centrale est certainement moins absolu que celui des cavernicoles paléarctiques; ceci en raison de certains facteurs extrinsèques au milieu souterrain.

En effet, l'un des aspects typiques des régions karstiques du Bas-Congo est celui de vallées très profondes où coulent rivières ou ruisseaux. Au fond de ces vallées, le ruissellement a accumulé, au bénéfice d'épaisses galeries forestières, la terre végétale enlevée au plateau où ne subsiste plus qu'une savane chichement arborée.

Les grottes « actives », les plus intéressantes généralement pour le biologiste, s'ouvrent pour la plupart dans de telles vallées. La densité du couvert y entretient une pénombre permanente et une humidité toujours élevée. La ventilation enfin y reste très faible quand des vents modérés soufflent sur le plateau. Dans de telles conditions, il est parfaitement concevable qu'à certaines heures du jour ou de la nuit suivant les saisons, un cavernicole, un Phlébotome en l'occurrence, puisse sortir de la grotte « sans s'en apercevoir », les facteurs écologiques étant alors à l'extérieur fort proches de ceux qui règnent en permanence à l'intérieur.

La réciproque doit être vraie pour les troglaphiles et les troglaxènes qui sont particulièrement abondants dans les grottes des régions intertropicales humides. Ces hôtes temporaires ou accidentels du milieu cavernicole, venus spontanément ou apportés par les eaux lors d'épisodes torrentiels auxquels succèdent généralement des décrues rapides, doivent trouver dans certaines cavités des conditions (température, hygrométrie, nourriture) très voisines de celles de certaines vallées boisées, très encaissées, qui sont leur milieu de vie habituel.

4.3. Lieux de repos et de ponte des Phlébotomes.

4.3.1. ADULTES.

— *Conditions communes à toutes les grottes abritant des Phlébotomes.*

Les grottes qui hébergent des colonies de Phlébotomes sont extrêmement variées quant à leurs dimensions, leur topographie, etc. On a pu, en effet, observer et capturer *P. mirabilis* et *S. gigas* dans des salles immenses (Doumboula, Kila-N'Tari), dans des galeries plus modestes où la voûte est à portée de la main (galerie amont de Meya-Nzouari, Meya II) ou dans des laminoirs (grotte Nzao au Congo, grotte des Chimpanzés en Guinée). Mais tous ces gîtes, quelles que soient leurs différences, présentent certaines conditions qui leur sont communes, à savoir : une absence de ventilation sensible, une hygrométrie très forte, une température relativement élevée, enfin le plus souvent une obscurité totale, cette dernière règle tolérant toutefois quelques exceptions.

En effet, contrairement à *P. mirabilis* que nous avons toujours récolté dans les zones profondes et totalement obscures, *S. gigas* semble pouvoir vivre en des zones semi-obscurées. D'une part, nous connaissons une colonie de cette espèce qui vit en permanence dans la petite grotte de Malala II où l'obscurité n'est pas totale, d'autre part, F. LEPONT a observé, en juin 1969, des *S. gigas* aux abords et à l'entrée de la grotte de Bianga près de Sibiti. Malheureusement nous n'avons pu, pour des raisons indépendantes de notre volonté, prospecter personnellement cette grotte et faire les observations qui s'imposaient.

— *Répartition des Phlébotomes adultes dans les grottes.*

Dans les cavités étroites, genre laminoir, ou plus vastes, telles Meya-Nzouari ou Meya II, où le plafond est à portée de la main, nous avons observé et capturé des Phlébotomes adultes posés soit sur la voûte, soit sur les pentes verticales, sans préférence particulière de leur part, semble-t-il, pour l'une ou pour les autres. Dans les très vastes salles, comme la grotte de Doumboula par exemple, nous n'avons pu les observer qu'entre le niveau du sol et deux mètres de hauteur environ sur les parois verticales, mais il n'est pas exclu qu'ils puissent peupler le haut de ces parois et la voûte, même si celle-ci est à une vingtaine de mètres.

Toutefois, mâles et femelles sont en général inégalement répartis sur ces différentes surfaces. En effet, deux facteurs déterminent la répartition des Phlébotomes adultes à l'intérieur d'une grotte : la localisation des gîtes larvaires et l'emplacement des colonies de Chauves-souris et plus précisément des Microchiroptères.

Au-dessus des gîtes larvaires (0 à 1,50 m au-dessus du sol) se trouvent généralement une majorité de mâles et de femelles à jeun (observations faites avec *P. mirabilis*

à Doumboula et *S. gigas* à Meya II). Des dissections nous ont permis de constater que la presque totalité des femelles de *P. mirabilis* ainsi récoltées à Doumboula étaient nullipares (ovocytes au stade I et glandes annexes non développées).

Par contre, les femelles plus âgées, affamées, fraîchement gorgées ou en cours de digestion, se récoltent le plus souvent près des Chauves-souris (Meya-Nzouari, Meya II, Doumboula).

Dans de telles grottes, où les Chauves-souris se trouvent à portée de la main, il est fréquent d'observer autour d'un Minioptère ou d'un *Hipposideros* par exemple, soit à la voûte, soit sur une paroi verticale, un « anneau » de femelles de *P. mirabilis* ou de *S. gigas*, fraîchement gorgées, commençant leur digestion. La Chauve-souris envolée, les femelles de Phlébotomes demeurent un certain temps ainsi disposées.

Enfin, des femelles gravides, sur le point de pondre, ont été observées tant à Meya-Nzouari qu'à Meya II, soit sur la terre même des gîtes larvaires (*P. mirabilis*), soit à la base des rochers (*S. gigas*).

4.3.2. STADES PRÉIMAGINAUX.

DESCRIPTION DES GÎTES LARVAIRES :

— *De Phlebotomus mirabilis*.

Nous connaissons de très beaux gîtes larvaires de *P. mirabilis* dans deux grottes. Les premiers furent découverts en 1964 à Meya-Nzouari, dans la galerie amont, les seconds en 1966 à Doumboula.

Le milieu dans lequel sont déposées les pontes et où se développent larves et nymphes de cette espèce, est constitué d'un mélange guano-terreux sombre, très meuble, qui ne colle pas aux doigts.

A Meya-Nzouari, cette terre de gîte occupe soit des creux de rochers, soit des endroits généralement abrités au pied des parois ou de certains blocs de dimensions variables. Sa couleur est à peu près la même que celle du sol de la grotte. Ces gîtes sont particulièrement nombreux dans la salle dite des « Phlébotomes », dans la galerie amont de cette grotte. Nous n'en n'avons jamais découvert dans la galerie aval.

A Doumboula, le sol de la grotte, dans la deuxième salle, est constitué, au centre, par des éboulis rocheux, plus ou moins recouverts de guano. A la périphérie et jusqu'aux parois, il est fait d'une argile compacte de colmatage présentant des fissures de retrait plus ou moins larges et plus ou moins profondes. En de nombreux endroits, sur cette argile brunâtre, se détachent des plages sombres d'étendue variable, constituées du même mélange guano-terreux que celui observé dans la grotte de Meya-Nzouari. Certains amas de ce mélange occupent des fissures de retrait, d'autres s'étendent en de longs rubans au pied des parois.

Plusieurs échantillons de cette terre, prélevés soit à Meya-Nzouari, soit à Doumboula, ont été étudiés à la loupe; nous y avons trouvé, en assez grand nombre, des larves à différents stades et des nymphes qui, mises en élevage, ont donné naissance à des adultes appartenant à l'espèce *P. mirabilis*. C'est ainsi que furent découverts les gîtes des stades préimaginaux de cette espèce.

Ces gîtes sont d'épaisseur variable, quelques centimètres au plus; les larves s'enfoncent plus ou moins dans la terre et se maintiennent apparemment au niveau où elles trouvent leur hygropreferendum.

— *De Spelaephlebotomus gigas*.

C'est à F. LEPONT que nous devons la découverte en 1968 des gîtes larvaires de *S. gigas* dans la grotte de Meya II.

Au cours d'une prospection, nous avons pu personnellement observer larves et nymphes de cette espèce dans leur milieu naturel. Nous avons vu des nymphes fixées sur la tranche sèche de blocs calcaires et protégées par les irrégularités ou les stries de la roche. Quelques-unes étaient fixées sur la face inférieure d'un bloc en surplomb. Des larves à des stades différents se déplaçaient sur la terre pulvérulente plus ou moins

mêlée à du sable et à des matières organiques, ceinturant la base des dalles formant banquettes; quelques-unes progressaient sur la paroi verticale de ces dalles. Ces larves semblaient très vives et se déplaçaient à la façon des chenilles processionnaires. Apparemment, elles ne s'enfoncent pas dans le sol comme celles de *P. mirabilis*, mais vivent à la surface du substrat (sol ou rocher).

— Résultats des analyses de la terre de gîtes.

Plusieurs échantillons de terre pris dans ces gîtes larvaires ont été analysés au Laboratoire de Chimie des Sols du Centre O.R.S.T.O.M. de Brazzaville. Quatre échantillons ont été prélevés dans des gîtes de *P. mirabilis*; deux proviennent de la grotte de Meya-Nzouari, deux autres de la grotte de Doumboula. Un cinquième échantillon a été prélevé à Meya II, à la base des blocs de calcaire sur lesquels nous avons observé larves et nymphes de *S. gigas*. Sont donnés également, pour permettre quelques comparaisons, les résultats partiels d'analyses de terres prélevées en forêt et en savane dans la région de Kindamba. Les résultats figurent dans le tableau ci-dessous :

		Meya-Nzouari I	Meya-Nzouari II	Doumboula I	Doumboula II	Meya II	Forêt	Savane
Granulométrie %	Humidité	4,8	5,4					
	Argile (— 2 μ) .	13,4	19,8					
	(Limon fin (2 à 20 μ)	18,9	23,9					
	Limon grossier (20 à 50 μ) ...	0,03	0,04					
	Sable fin (50 à 20 μ)	18,2	20,6					
	Sable grossier (200 à 2 mm) .	26,1	14,8					
Bases totales pour 100 g en mé	CaO mé	27,9	15,0	68,9	66,8	12,69		
	MgO mé	3,78	4,23	27,9	25,0	5,67		
	K ₂ O mé	2,97	2,97	14,7	7,7	2,54		
	Na ₂ O mé	1,35	1,2	3,2	3,0	0,39		
	Somme mé	36,0	23,40	114,7	102,5	21,29		
Bases échangeable pour 100 mg en mé	CaO mé	27,7	12,3	68,6	66,8	3,92	9,42	1,65
	MgO mé	1,81	1,54	15,6	9,8	0,38	4,94	1,31
	K ₂ O mé	2,10	1,11	5,3	5,1	0,15	1,26	0,37
	Na ₂ O mé	0,74	0,33	1,9	1,2	0,13	0,22	0,08
	Somme mé	33,36	15,27	91,4	85,9	4,58	15,84	3,41
	Carbone ‰ ..	106	104	171	184	41	60,8	41,8
	Azote ‰	14,40	14,15	37	31	2	4,3	2,5
	C/N	7,3	7,3	4,6	5,9	20,5	14,1	16,7
	Matières organiques ‰	183	180	296	318	70,7	104,8	72,1
	C humique ‰ ..	0,6	9,6	6,06	2,00			
	C fulvique ‰ ..	4,4	3,0	5,2	4,1			
	C humifié total ‰	5,0	12,6	11,3	6,1			
	Fe ₂ O ₃ total %	2,6	3,6	4,2	5,6	4,4		
	F ₂ O ₃ libre %			2,6	3,5	3,2		

N.B. — L'humidité est mesurée par la différence de poids entre un échantillon de terre fraîche et le même échantillon de terre desséchée. Pour effectuer cette mesure, la terre est préalablement séchée à l'air pendant une dizaine de jours, puis passée à l'étuve à 60 °C.

— Bases totales : on entend par bases totales toutes les bases extraites par HCl.

— Bases échangeables : ce sont les bases fixées sur le complexe absorbant, c'est-à-dire l'ensemble des colloïdes contenus dans le sol.

— mé : signifie milli-équivalent ; un milli-équivalent pour un corps donné est égal au poids atomique ou moléculaire en milligrammes divisé par la valence. Exemple : pour le calcium, un milli-équivalent égale 40 milligrammes/2 soit 20 milligrammes.

— Matière organique = $C \times 1,7$.

Il ressort de ces analyses que les larves de *P. mirabilis* et *S. gigas* se développent dans des milieux très différents.

La terre des gîtes larvaires de *P. mirabilis*, tant à Meya qu'à Doumboula, est caractérisée par une extraordinaire richesse en bases et en matière organique. Il s'agit d'un sol depuis longtemps en place et dont la matière organique, comme l'indique le rapport C/N (4,6 à 7,3) est bien décomposée.

La terre des gîtes larvaires de *S. gigas*, au contraire, est pauvre en matière organique. Cette matière organique est beaucoup moins décomposée. La terre de Meya II doit en partie sa pauvreté, comme celle du sol de savane dont elle est proche, au lessivage résultant des crues relativement fréquentes en saison des pluies.

Après examen de ces deux types de gîte, on s'explique mieux la différence de comportement entre les larves de *P. mirabilis* et celles de *S. gigas*. Les premières se déplacent peu étant donné la richesse du milieu dans lequel elles vivent ; les secondes en quête de nourriture mènent une vie errante à la surface des rochers et du sol.

4.4. Faune associée.

4.4.1. VERTÉBRÉS.

— Inféodation aux Chiroptères.

Toutes les grottes renfermant des Phlébotomes abritent, en plus ou moins grand nombre, des Chiroptères : Microchiroptères seuls ou Microchiroptères et Mégachiroptères. Là où la population phlébotomienne est particulièrement dense, les Chiroptères, eux aussi, constituent d'importantes colonies. Dans les grottes de Meya-Nzouari et de Doumboula, où ces derniers sont particulièrement nombreux, un inventaire aussi complet que possible a été fait :

La grotte de Meya-Nzouari abrite dans la galerie amont les espèces suivantes (1) :

— *Hipposideros caffer* Sundwall ; *Miniopterus minor minor* Peters (= *newtoni* Bocage) ; *Rhinolophus adami* Aellen et Brosset ; *Rhinolophus sylvestris* Aellen ; *Rhinolophus landeri* Martin ; *Triaenops persicus* subsp. nov.

tandis que *Roussettus aegyptiacus occidentalis* Eisentraut colonise sa partie aval.

La grotte de Doumboula héberge en grand nombre :

— *Roussettus aegyptiacus occidentalis* Eisentraut ; *Triaenops persicus* subsp. nov. ; *Miniopterus minor minor* Peters ; *Hipposideros caffer* Sundwall ; *Myotis megalopus* (Dobson) ; *Pipistrellus nanus* (Peters) ; *Nycteris macrotis* Dobson.

Les autres grottes sont beaucoup moins riches en Phlébotomes et en Chiroptères.

L'inféodation étroite des Phlébotomes cavernicoles aux Chiroptères et plus particulièrement aux Microchiroptères, est confirmée par deux observations :

— dans la nature, nous avons fréquemment observé des Phlébotomes disposés en anneau autour des Chauves-souris et nous avons pu souvent assister à la prise des repas. Le Phlébotome pique généralement sur la membrane alaire ou les membres, parfois sur le museau ;

(1) Ces chiroptères ont été confiés par J.-P. ADAM à MM. AELLEN et BROSSET pour détermination.

— nos élevages expérimentaux ont été réalisés en utilisant régulièrement des Roussettes comme hôtes.

— *Hôtes divers possibles.*

Dans de nombreuses grottes, nous avons vu des traces ou des piquants d'*Atherurus africanus* Gray, parfois l'animal lui-même. Ce porc-épic est un hôte assez apprécié des femelles de *S. gigas*.

Des rats du genre *Praomys* ont été pris dans des nasses placées dans les grottes de Meya-Nzouari et de Bitorri.

L'Homme, enfin, est un hôte rare mais possible pour les femelles de *S. gigas*. Nous ne pouvons en douter après avoir subi personnellement ses nombreuses attaques, soit à Meya-Nzouari et à Meya II lors des captures, soit au laboratoire souterrain de Bitorri pendant les soins aux élevages.

4.4.2. INVERTÉBRÉS.

A Meya-Nzouari, avec *P. mirabilis* et *S. gigas* cohabitent *Anopheles hamoni* Adam, 1962, *Uranotaenia cavernicola*, Mattingly, 1945, de nombreux *Chironomidae* et *Ceratopogonidae* [nous avons décrit dix-huit espèces nouvelles de cette dernière famille (VATTIER et ADAM, 1966)] ; une espèce de *Psychodinae* : *Telmatoscopus albipunctatus* Will. déterminée par L. W. QUATE, et divers autres Diptères ; des Coléoptères *Xylophilidae* et *Staphylinidae* ; plusieurs espèces de *Streblidae* (*Raymondoides leleupi* Jobling, 1954 ; *Raymondia simplex* Jobling, *Raymondia seminuda* Jobling 1954 ; *Nycteribosca alluaudi* Falcoz, 1929, *Nycteribosca africana* Walker, 1849 ; des *Afrocimex* (*A. leleupi*) et *Ornithodoros faini* Hoogstraal, 1960.

Dans la grotte de Doumboula près de Loudima, *P. mirabilis* et *P. emilii* coexistent avec une importante colonie de *Dasyhelea flava* C.I.M., 1921, *Aedes* (*Aedimorphus*) *minutus* (THEOBALD, 1901) et *Aedes* (*Aedimorphus*) *cumminsii* (THEOBALD, 1903), espèces troglodites. Dans cette grotte vit un grand nombre d'autres petits Insectes indéterminés : *Chironomidae*, Diptères variés, etc., qui viennent en masse autour des lampes et entrent dans le nez, la bouche ou les oreilles du prospecteur.

Signalons aussi que, dans cette grotte, de nombreux ectoparasites ont été trouvés sur les Chiroptères. Ils ont été déterminés par R. TAUFFLIEB. Ce sont :

ACARIENS.

— *Spinturnicidae* : *Periglischrus moucheti* Tell, *Periglischrus africanus* Zumpt, *Spinturnix semilunaris* de Meillon et Lavoipierre.

— *Laelaptidae* : *Bewsiella fledermaus* Domrow, *Hirstesia transvaalensis* Zumpt,

— *Trombiculidae* : *Riedlinia* sp. et *Trombicula* sp.

DIPTÈRES.

— *Nycteribiidae* : *Eucampsipoda africanus* Theodor et *Nycteribia schmidlii* scotti Falcoz.

— *Streblidae* : *Nycteribosca longiarista* Jobling.

Dans la grotte de Malala II et celle de Matouridi, *S. gigas* et *P. mirabilis* vivent en compagnie d'*Anopheles caroni* Adam, 1961, espèce troglodite.

Quant au milieu guano-terrestre qui constitue les gîtes larvaires de *P. mirabilis* à Meya-Nzouari et à Doumboula, il semble être le lieu d'élection de nombreux Acariens, de larves de Coléoptères, d'Isopodes terrestres... Il est vraisemblable qu'un certain nombre de stades préimaginaux de *P. mirabilis* sont victimes de divers prédateurs.

Enfin, toutes les cavités visitées abritent en plus ou moins grand nombre des Acridiens (*Phaeophilacris*), des Blattes, des Hémiptères (*Reduviidae*), des Coléoptères, de nombreux Arachnides (Araignées et Phrynes).

4.5. Action de différents facteurs sur les populations phlébotomiennes.

4.5.1. INFLUENCE DE LA PRÉSENCE DE L'HOMME DANS LES GROTTES.

« Les écosystèmes qui ont mis des millions d'années à s'établir sont des formations fragiles, en équilibre instable, facilement détruites. En quelques années l'homme peut, par son imprévoyance ou son ignorance, détruire d'une façon irrémédiable ce que la nature a mis des siècles à réaliser » (DAJOZ, 1970).

Nos travaux ont nécessité de nombreuses incursions et de longues heures de présence dans plusieurs grottes. Dans celles de Meya-Nzouari et de Doumboula, notamment, la présence trop prolongée de l'homme a eu, très tôt, une influence sur les colonies de Chiroptères et sur les Phlébotomes.

— Influence sur les Chiroptères.

A Meya-Nzouari, après un certain nombre d'allées et venues, les Chauves-souris, tant les Microchiroptères de la galerie amont que les Roussettes de la partie aval, effrayées par notre présence, se firent de moins en moins nombreuses et nous avons craint la disparition complète de la colonie. Afin d'éviter le pire, un certain nombre de mesures ont dû être prises : louer le terrain aux Chefs de terre, afin de pouvoir interdire l'accès de la grotte à toute personne étrangère au service; ne faire aucune capture de Chauves-souris pendant un certain temps; réduire au minimum nos incursions dans la grotte et n'y pénétrer que la nuit lorsque les Chauves-souris étaient sorties.

Grâce à ces précautions, maintenues pendant plusieurs années, la colonie de Chiroptères s'est petit à petit reformée et la grotte a repris progressivement, au moins en partie, son aspect d'antan.

Dans la grotte de Doumboula, les Microchiroptères particulièrement abondants occupent généralement les parois verticales d'une très vaste salle, à partir de 1,50 m au-dessus du sol. Deux ou trois incursions successives dans cette grotte suffisent pour que tous les Chiroptères quittent leur place habituelle et se réfugient sous la voûte.

— Influence sur les Phlébotomes.

Elle s'est faite sentir de diverses manières.

Tout d'abord, les Phlébotomes étant étroitement liés aux Chiroptères, la diminution du nombre de ceux-ci entraîne inévitablement pour les Phlébotomes une plus grande difficulté à se nourrir et en conséquence une baisse de leur population. Rappelons que les Phlébotomes sont de très mauvais voiliers et qu'ils ne peuvent aller très loin à la recherche d'un hôte. La disparition totale de la colonie de Chiroptères entraînerait vraisemblablement celle de la population phlébotomienne. Ceci est vrai pour *P. mirabilis* (cf. les préférences trophiques de cette espèce, § 5).

Par ailleurs, les prélèvements répétés, tant d'adultes que de larves, qu'il nous a été nécessaire d'effectuer pour la mise au point de techniques d'élevage valables, ont porté préjudice à la population phlébotomienne de plusieurs grottes; ceci d'autant plus que le cycle évolutif de ces phlébotomes est très long. Aussi par la suite avons-nous diminué sérieusement l'importance de nos captures pour ne pas détruire certaines stations.

Enfin, l'homme étant un hôte éventuel — c'est le cas pour *S. gigas* — il peut influencer le déroulement du cycle gonotrophique.

Il est difficile de chiffrer cette influence de l'homme, qu'elle soit directe par les prélèvements ou indirecte par l'intermédiaire des Chauves-souris, d'autant plus que d'autres facteurs, plus ou moins mal connus, interviennent certainement. Par ailleurs, il ne nous a pas été possible de faire une véritable étude de la dynamique de la population. Toutefois, quelques observations et quelques chiffres sont assez révélateurs du dommage causé.

Lors des toutes premières prospections que nous avons faites en 1963 et 1964 à Meya-Nzouari, le taux des captures était de l'ordre de 60 à 75 Phlébotomes par homme et par heure suivant l'agilité du capteur.

Mais, à partir de 1965, la population allait décroître régulièrement. Les résultats des captures effectuées en 1965 et 1966 sont les suivants :

— Janvier 1965	43	Phlébotomes par homme et par heure.
— Février 1965	33	» » »
— Avril 1965	36,5	» » »
— Septembre 1965	31,5	» » »
— Octobre 1965	24	» » »
— Novembre 1965	45	» » »
— Décembre 1965	34	» » »
— Février 1966	15	» » »
— Avril 1966	20	» » »
— Septembre 1966 : pas de capture possible étant donné la rareté des Phlébotomes. Nous en avons aperçu une dizaine; à l'action de l'homme s'était jointe celle des crues dont nous parlerons dans le paragraphe suivant.		

Comme l'indique ce tableau, nous laissons la grotte « se refaire » pendant certaines périodes. D'avril à septembre, aucune capture n'a été faite; en 1966, deux captures seulement ont été effectuées. A partir de septembre 1966, nous avons cessé toute capture importante de ce genre; nous faisons des prélèvements assez espacés, d'une dizaine ou d'une vingtaine de Phlébotomes à chaque fois.

A Doumboula, deux captures ont été faites en 1965, au taux de 75 Phlébotomes par homme et par heure. En août 1967, trois captureurs, dont deux expérimentés, en récoltaient 45 à eux trois en une heure.

4.5.2. INFLUENCE DES CRUES EN SAISON DES PLUIES.

Dans certaines grottes, notamment dans les grottes « goules » et dans celles qui s'ouvrent au fond de vallées très encaissées dont la rivière grossit très rapidement (Meya II, Meya-Nzouari), les crues modifient sérieusement la répartition et la densité de la population phlébotomienne. Elles peuvent entraîner, en effet, d'après nos observations personnelles :

- la destruction des gîtes larvaires,
- le déplacement des adultes,
- l'éloignement des Chiroptères.

Nous avons pu constater ces trois phénomènes consécutifs à une crue importante dans la grotte de Meya II qui abrite une importante colonie de *S. gigas*. Lors de précipitations violentes et importantes, l'eau monte très haut dans la grotte, notamment dans la première partie où elle peut atteindre la voûte. Les débris végétaux, relativement frais et peu décomposés accrochés çà et là, en font foi. L'eau à de tels moments lessive le sol et les dalles formant banquettes sur les côtés. Les stades préimaginaux de *S. gigas*, qui se promènent ou sont fixés sur ces dalles et la terre qui les entoure, doivent se trouver entraînés et une grande partie d'entre eux, même si la décrue est rapide, comme c'est généralement le cas, doit disparaître. Quant aux adultes, ils sont très nombreux dans cette partie de la grotte pendant la saison sèche, mais ils le deviennent beaucoup moins pendant la saison des pluies et sont même très rares à la fin de celle-ci, certaines années. Quelques chiffres vont confirmer ces observations.

Précisons auparavant que la saison des pluies s'étend du mois d'octobre à la fin mai-début juin, et la saison sèche du mois de juin au mois d'octobre. Il existe une petite saison sèche, plus ou moins marquée suivant les années, vers le mois de janvier.

Les premières prospections dans cette grotte ont été effectuées pendant la saison des pluies : les 3 novembre et 19 décembre 1963. La récolte avait été assez pauvre : *Iulidae*, *Acrididae* (*Phaeophilacris*), *Tipulidae*, 2 *Culicidae* et 2 *S. gigas*. Il est d'ailleurs noté dans un rapport multigraphié de l'époque (ADAM, VATTIER et DEMELLIER, 1964) : « La prospection faunistique de cette grotte a été assez décevante. »

Nous sommes restés de longs mois sans y retourner, vu le peu d'intérêt que semblait présenter cette cavité. Mais en août 1965, étant obligés de réduire au maximum nos captures à Meyá-Nzouari, nous sommes retournés à tout hasard dans cette grotte de Meyá II pour essayer de récolter quelques adultes nécessaires à nos élevages. Notre surprise fut grande alors d'y observer des Phlébotomes un peu partout sur les rochers et d'en récolter, aidés d'un capteur, 88 en une heure.

D'autres captures ont suivi; voici les résultats :

— en septembre	56	par homme et par heure.
— au début d'octobre, avant les premières pluies....	54	» »
— fin octobre, après les premières pluies	25	» »
— en novembre, après plusieurs grosses tornades	3	» »

Pendant la saison sèche 1966, la population de *S. gigas* est redevenue abondante dans cette partie de la grotte.

Au début du mois d'octobre de la même année, avant les premières pluies, nous avons capturé 55 Phlébotomes par homme et par heure; les chiffres ont diminué à nouveau pendant la saison des pluies qui a suivi.

Une baisse légère de la population au mois de novembre 1965 aurait pu s'expliquer par le fait des prélèvements précédents. A Meyá-Nzouari, pour *P. mirabilis*, à la suite de captures beaucoup plus importantes que celles faites à Meyá II, nous avons vu la densité de la population décroître progressivement, mais pas brutalement comme dans cette dernière cavité.

Par ailleurs, bien que nous n'ayons pas réussi l'élevage des stades préimaginaux de *S. gigas*, nous le soupçonnons d'avoir, comme *P. mirabilis*, une vie larvaire assez longue. En supposant qu'elle soit de même durée que celle de *P. mirabilis* obtenue en élevage, la baisse de population consécutive à nos prélèvements aurait dû se faire sentir plus tard.

Nous pensons donc que l'eau est responsable des variations de population observées dans cette grotte. Une partie des gîtes larvaires, ceux que nous avons étudiés notamment, ne peuvent résister à certaines crues violentes comme furent celles de la saison des pluies 1965-66. Quant aux adultes, pour subsister, ils doivent se retirer dans certains endroits de la grotte que l'eau ne peut atteindre et qui sont peu accessibles à l'homme (petites niches, fentes) ou émigrer au fond de celle-ci, au-dessus de la nappe d'eau, là où la voûte est haute. Ils doivent aussi pendant la saison des pluies chercher d'autres endroits de ponte que ceux que nous connaissons.

Autre fait intéressant : pendant la saison des pluies les rares femelles de *S. gigas*, capturées dans la première partie de la grotte, sont toutes à jeun, tandis qu'en saison sèche une partie d'entre elles sont bien gorgées. Ceci peut s'expliquer : en effet, bien que les Microchiroptères ne soient jamais très abondants dans la première partie de la grotte, quelques-uns y viennent pendant la saison sèche. A la saison des pluies, au contraire, vraisemblablement gênés par la montée des eaux, ils se réfugient au fond de la grotte, au-dessus de la nappe d'eau, où la voûte est plus haute.

Un autre exemple de destruction des gîtes larvaires par les crues nous a été donné à Meyá-Nzouari. Dans la salle des Phlébotomes existent, avons-nous dit, de très beaux gîtes larvaires constitués d'un mélange guano-terreux très meuble. Ces gîtes sont demeurés inchangés de 1964 à 1966. Or, à la fin de la saison des pluies 1966, plusieurs d'entre eux, les plus bas, situés au ras du sol ou dans des creux de celui-ci ont été détruits. Pourtant l'eau n'avait pas pénétré dans cette salle qui est surélevée par rapport à l'entrée et au lit de la rivière souterraine; il n'y avait pas trace de lessivage. Mais à plusieurs reprises, notamment au mois de mai 1966, lors des pluies abondantes qui ont duré plusieurs jours, le Nzouari a énormément grossi; il s'engouffrait comme un torrent dans la grotte au point d'en interdire complètement l'entrée. Le niveau de la rivière souterraine a tellement monté que des régions de la grotte généralement intouchées par les eaux, ont été imprégnées d'eau par capillarité; la terre meuble des gîtes s'est trouvée colmatée et les larves de *P. mirabilis* détruites.

Il est évident que les crues sont d'une violence variable suivant les années et qu'elles ne sont pas toujours aussi dévastatrices.

N.B. — Des observations analogues (influence de l'homme, action des crues) ont été faites par J.-P. ADAM et nous-même sur la population d'*Anopheles hamoni*, Adam, 1962, espèce cavernicole vivant dans la grotte de Meya-Nzouari.

4.5.3. RÉACTION DES PHLÉBOTOMES A LA LUMIÈRE.

À Meya-Nzouari, à Meya II, à Doumboula, ni *P. mirabilis* ni *S. gigas* ne nous ont semblé être particulièrement attirés par la lumière; nous n'en n'avons jamais vu venir voler autour des lampes éclairant nos Laboratoires. Les piègeages à la lumière ultra-violette, à la lumière noire et à la lumière polychromatique n'ont jamais rien donné.

En 1964 (Adam, Vattier et Pajot, doc. multigr.), nous avons effectué dans la grotte de Meya-Nzouari, 23 heures de piègeage à la lumière blanche, 45 heures à la lumière noire, 28 heures à la lumière ultra-violette. Le nombre de Phlébotomes capturés, exprimé en moyenne/heure fut de 0 avec les lumières blanche et noire et de 0,03 avec la lumière ultra-violette, alors que pour les *Ceratopogonidae* par exemple, elle était respectivement pour ces trois types de pièges, de 61, 129 et 126. Nous lisons d'ailleurs dans le rapport précité : « Il est remarquable que, en dépit de l'existence dans la salle amont où était placé le piège, de nombreux *Culicidae* (*Anopheles hamoni*, *Uranotaenia cavernicola*), de très nombreux Phlébotomes (*Spelaophlebotomus gigas* et *Phlebotomus mirabilis*) et de nombreux *Streblidae*, pas un de ces insectes ne s'est pris. Nous pensons qu'il faut voir là un effet de la très grande hygrophilie de tous ces insectes que doit repousser la zone plus sèche qui se crée forcément autour de l'ampoule du piège. Il serait intéressant de monter un piège utilisant un tube à lumière froide (tube à décharge). » Quelques mois plus tard, nous utilisons un tube à décharge dans la grotte de Doumboula (ADAM et VATTIER, 1965, rapport multigraphié); 105 femelles et 54 mâles de *Dasyhelea flava* (*Ceratopogonidae*) furent récoltés mais pas un seul *P. mirabilis*. Ce piègeage ne dura qu'une heure.

Dans tous ces cas, *S. gigas* et *P. mirabilis* ne présentaient aucune phototaxie positive. F. LEPONT, par contre, a capturé plus tard au piège lumineux C.D.C., dont l'éclairage est très faible, un certain nombre de *S. gigas* dans les grottes de Meya-Nzouari et de Nzao. On pourrait donc conclure que *S. gigas* supporte sans gêne apparente la lumière et qu'il est attiré par celle-ci lorsqu'elle ne dépasse pas une certaine intensité ⁽¹⁾.

En fait, les réactions à la lumière semblent être variables suivant les populations.

Dans la grotte semi-obscur de Malala II, nous avons trouvé une population de *S. gigas* ayant un comportement vis-à-vis de la lumière différent des colonies-sœurs des grottes voisines. Les Phlébotomes de cette cavité sont très nettement photophobes. Dès qu'on les éclaire, ils s'envolent et se retirent dans des fentes ou dans les moindres infractuosités de la roche où ils demeurent inaccessibles. On ne peut faire de bonnes captures qu'à l'aide d'un aspirateur.

J.-P. ADAM (communication personnelle) avait observé une telle réaction chez les *S. gigas* de la grotte des Chimpanzés en Guinée.

Signalons aussi, et cela n'est pas sans nous surprendre à divers titres, que plusieurs exemplaires de *P. mirabilis* ont été récoltés en Angola (ABONNENC, 1967) par A. DE BARROS MACHADO, à l'aide d'un piège lumineux dit « New Jersey Light Trap »; les uns ont été pris à « Parque Carisso » dans la galerie forestière de la rivière Luachimo, les autres sous la véranda d'une maison à Dundo. Toute grotte serait absente dans la région ! Précisons qu'à Meya, notre campement de surface est juste au-dessus de la grotte de Meya-Nzouari et que le soir nous avons pris fréquemment autour de nos lampes plusieurs espèces de Phlébotomes épigés mais que jamais nous n'avons observé de *P. mirabilis*.

(1) On peut se demander si des captures n'auraient pas pu être obtenues avec un piège C.D.C. fonctionnant sans lumière seulement avec l'aspiration.

Apparemment, il n'y a pas de différences morphologiques entre les *P. mirabilis* du Congo et ceux de l'Angola identifiés par ABONNENC, ni entre les *S. gigas* de Meya II et ceux de Malala II. Pour les déceler, s'il en existe, il faudrait procéder à une étude biométrique d'importantes séries prélevées dans chacune des populations.

5. ÉTUDE BIOLOGIQUE

5.1. Stades préimaginaux.

5.1.1. DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES.

Depuis plus d'un demi-siècle, un certain nombre de biologistes se sont intéressés à la vie préimaginale des Phlébotomes; ils en ont étudié la durée, les variations et, dans quelques cas, les facteurs susceptibles d'en modifier le cours. De tels travaux ont été réalisés sur des espèces de la région paléarctique, telles que *Phlebotomus papatasi* Rond. et *perniciosus* Newstead, ainsi que sur des formes de la région éthiopienne et du continent américain. Nous rappellerons ici quelques-uns des résultats obtenus.

Après MARETT (1915), WITTINGHAM et ROOK (1923) ont étudié le cycle de *Phlebotomus papatasi*. Ils ont enregistré des durées de développement très variables (24 jours à 202 jours) pour la période allant de la ponte à la nymphose.

D'après ces auteurs, un abaissement de température au-dessous de 18 °C et un accroissement de l'humidité provoqueraient l'entrée en hibernation des larves au stade IV.

Quatre années plus tard, ROUBAUD et COLAS-BELCOUR (1927) ont fait paraître les résultats de leurs observations sur cette même espèce : le cycle évolutif de *Phlebotomus papatasi* Rond. dure plus d'un mois à 27 °C et plus de deux mois à 25-26 °C. Ils insistent « sur le phénomène du ralentissement évolutif qui, même à l'étuve à 27 °C, affecte spontanément certaines larves au 4^e stade, et qui doit être certainement considéré comme un phénomène de pseudo-hibernation obligatoire, affectant l'allure d'une diapause ou phénomène d'asthénobiose spontanée ». Leurs observations les amènent « à constater que le ralentissement de l'évolution larvaire au 4^e stade peut être indépendant des circonstances extérieures de température et d'humidité du milieu... Les Phlébotomes, ou tout au moins certaines espèces d'entre eux, doivent être considérés comme des Insectes hétérodynames, c'est-à-dire dont les générations successives ne sont pas toutes douées de la même activité évolutive ».

Phlebotomus perniciosus a été également étudié par ces différents auteurs : WITTINGHAM et ROOK notent une vie préimaginale de huit semaines en été, MARETT de 34 jours à 4 ou 5 mois. ROUBAUD et COLAS-BELCOUR, à 25-26 °C, ont observé un minimum de 54 jours et un maximum de 140 jours.

Quelques années plus tard, après avoir étudié la même espèce, ADLER et THEODOR (1935), remarquent « It was pointed out that whatever its origin, hibernation in *Phlebotomus perniciosus* is apparently a cyclical phenomenon which cannot be explained by changes in temperature only ».

LINDQUIST (1936) signale une diapause de 167 jours chez les œufs de *Phlebotomus diabolicus* Hall, espèce du Texas.

BARRETTO (1942) observe des diapauses de 96 à 203 jours chez 47,6 % des larves au 4^e stade de *Phlebotomus whitmani*, espèce brésilienne qu'il maintient en élevage. Véritable diapause, considère-t-il, parce que indépendante des conditions de température, d'humidité et de nourriture. Cette hypothèse rejoint celle des Insectes « hétérodynames » de ROUBAUD et COLAS-BELCOUR (1927).

ADDIS (1945), travaillant au Texas sur une espèce néarctique *Phlebotomus anthophorus* Addis, ne peut obtenir au bout de deux mois la nymphose des larves au 4^e stade,

tant qu'ils les nourrit d'un mélange de fèces de lapin et de sang séché. Dès qu'il ajoute quelques gouttes d'un complexe vitaminique B au milieu nutritif, les larves se nymphosent dans les 3 jours. Il est donc possible que des conditions d'élevage défavorables (baisse de température, excès de moisissures dans le milieu, nourriture déficiente) déclenchent des périodes de quiescence.

ABONNENC, LARIVIÈRE et YVINEC (1957) ont étudié le cycle évolutif de plusieurs espèces de la région éthiopienne. Ils ont réalisé pour cela des élevages à différentes températures dans des étuves.

Les résultats sont les suivants :

Espèces	T°	Périodes ponte-éclosion (en jours)	Durée totale du cycle évolutif (en jours)
	23-28°	7	39 à 41
	29-31°	4-5	25 à 40
<i>P. freetownensis sudanicus</i> (*)	28°	5	25 à 34
	20-30°	9-13	62 à 64
	27°		42
<i>P. freetownensis magnus</i> (*)	28,5°		25 à 33
	29-30°		24 à 33
<i>P. antennatus occidentalis</i> (**)	28-30°	4-6	21 à 37
<i>P. dubius</i>	28°	5-8	24 à 38
<i>P. schwetzi</i>	28°	—	29 à 31

* *P. freetownensis sudanicus* et *P. freetownensis magnus* sont compris dans la synonymie de *P. magnus* Sinton, 1932 (ABONNENC et YVORE, 1969).

** *P. antennatus occidentalis* est synonyme de *P. antennatus* Newstead, 1912.

En terminant, ils signalent : « Au cours de tous nos élevages, nous n'avons jamais observé de phénomène d'asthénobiose signalé par ROUBAUD, c'est-à-dire le ralentissement de la vie de certaines larves vivant dans le même milieu et dans les mêmes conditions que leurs sœurs ». Il faut remarquer que ABONNENC *et coll.* travaillaient sur des espèces éthiopiennes et ROUBAUD sur des espèces paléarctiques naturellement soumises à des variations saisonnières de climat beaucoup plus grandes.

JOHNSON et HERTIG (1961), travaillant sur une série d'espèces américaines, ont mis en évidence l'influence de différences faibles de la température (1 ou 2 degrés en plus ou en moins).

Ils ont observé que certaines espèces dans des salles à air conditionné avec une température de 26,5 °C se développaient beaucoup mieux qu'à 25,5 °C dans des salles semblables, et que, si les larves se portaient bien à 26,5 °C, l'éclosion des œufs et le développement larvaire étaient plus satisfaisants à des températures plus élevées.

Aussi ont-ils modifié les conditions de leur élevage en conséquence.

Les pots avec les œufs et les larves sont maintenus dans des pièces largement aérées à une température de 26 à 29 °C avec occasionnellement des montées à 30-31 °C à midi pendant la saison chaude. Pendant la saison sèche, l'humidité relative varie de 54 à 92 % ; pendant la saison humide, elle est supérieure à 90 %.

Quand les adultes commencent à sortir, les pots sont transférés dans une salle à air conditionné avec une température de 26,6 °C le jour et 27-28,5 °C la nuit.

Ces auteurs ont obtenu les résultats suivants :

Espèces	Durée de l'évolution de l'œuf	Durée totale du cycle évolutif	Durée de la nymphose
<i>P. sanguinarius</i> F. et H.	9 à 13	50 (44-63)	12 à 16
<i>P. gomezi</i> Nitz.	4 à 14	34 (28-45)	5 à 10
<i>P. panamensis</i> Dyar	8 à 12	38 (30-48)	3 à 9
<i>P. pessoana</i> Barr.	8 à 12	32 à 38	—
<i>P. glyphiletor</i> F. et H.	7 à 13	50 (34-49)	7 à 10
<i>P. trapidoi</i> F. et H.	8 à 14	38 à 54	7 à 14
<i>P. aclydiferus</i> F. et H.	—	33	—
<i>P. apicalis</i> Fl. et A.	9 à 11	36	5
<i>P. arboralis</i> Fl. et A.	9 à 11	38 à 44	7 à 8
<i>P. camposi</i> Rodr.	8 à 10	42	11
<i>P. cayennensis</i> Fl. et A.	—	26 à 27	—
<i>P. galindoi</i> F. et H.	13 à 17	76	12
<i>P. isovespertilionis</i> F. et H.	9 à 12	36 à 45	9 à 12
<i>P. nordestinus</i> Mang.	—	38	—
<i>P. serranus</i> D. et A.	6 à 9	35 à 37	7 à 11
<i>P. shannoni</i> Dyar	11 à 14	42 à 51	8 à 10
<i>P. spinosus</i> Fl. et A.	—	52 ± 3	10
<i>P. trinidadensis</i> Newst.	8 à 10	38	10 à 13
<i>P. tiramulus</i> F. et H.	8	41 à 46	11 à 14
<i>P. vespertilionis</i> F. et H.	15	45	11
<i>P. vexillarius</i> F. et H.	8	55	9

JOHNSON et HERTIG ont observé quelques phénomènes de quiescence dont la cause pour eux serait les conditions défavorables d'élevage.

Plusieurs chercheurs soviétiques ont également effectué de nombreuses observations sur la durée de développement des stades préimaginaux (PERFIL'EV, 1968). Nous donnons sous forme de tableaux les principaux résultats obtenus :

Auteurs	Lieu	Espèce	Température	Durée de la vie préimaginale
SHEVCHENKO (1929-1930)	Uzbekistan	<i>P. papatasi</i>	22 à 28 °C	44 à 53 jours
»	»	<i>P. sergenti</i>	»	37 à 44 jours
KAMALOV (1937) ...	Tiflis	<i>P. papatasi</i>	20 à 28 °C	41 à 69 jours
»	Géorgie	<i>P. grimmi</i>	»	36 à 46 jours
LISOVA (1931)	Tachkent	<i>P. chinensis</i>	»	46 jours

La durée de la vie préimaginale de *P. chinensis* fut également étudiée en Chine par RAYNAL (1937). A 25-35 °C, elle variait de 44 à 53 jours.

VOLKOVA (1950) a étudié à Sébastopol la durée du développement préimaginal chez trois espèces. Les résultats de ses expériences sont les suivants :

Espèce	Température	H. R.	Œuf	Durée en jours stades larvaires	Nymphe
<i>P. papatasi</i> ..	22°1-24°6 °	62,23-74,68 %	10-17	27-71	8-41
	22°4-28°	51,29-80,22 %	10	31-39	8-41
	(le plus souvent 28°)	(le plus souvent 80,22 %)			
<i>P. major</i>	22°1-24°6	62,23-74,68 %	9-13	21-31	5-10
<i>P. perfiliewi</i> ..	»	»	9-13	32-33	5-10

SOKOLOV et TARVIT (1934) ont observé que les larves de *Phlebotomus papatasi* meurent au bout de 30 minutes quand la température descend à — 10 °C, qu'elles restent vivantes pendant 2 heures 30 à — 6 °C, survivent 2 à 3 jours à — 2 °C et 4 jours et demi à 0 °C. De semblables observations ont été également faites par THEODOR (1936).

Au sujet de la diapause, PERFIL'EV écrit : « This phenomenon, i. e., the seasonal decrease in activity which takes place under definite conditions or at certain stages of development, is called the diapause and results from internal causes not connected with changes of the environment; it may take place even under optimal conditions (LATYSHEV and others, 1947). The diapause can be artificially induced by lowering the temperature to 10-12 °C. This stops the development of the larvae and the diapause begins; larvae may remain in this state for a long period. If the temperature is raised again after a certain period, development begins again ».

Enfin, KOZHEVNIKOV, DOBROTVORSKAYA et LATYSHEV (1947) estiment que des facteurs actuellement mal connus, autres que la température, l'humidité et la nourriture, influencent la durée du développement larvaire : « It is almost regularly observed that pre-imaginal forms under the same conditions and from the same group of eggs develop irregularly ». Cette opinion avait été déjà émise par ROUBAUD et COLAS-BELCOUR en 1927, ADLER et THEODOR en 1935, BARRETTO en 1943.

5.1.2. OBSERVATIONS PERSONNELLES.

5.1.2.1. Durée du développement embryonnaire.

Nous avons étudié la durée du développement embryonnaire d'une part à Brazzaville, chez *Phlebotomus schwetzi*, sur 170 pontes obtenues en saison des pluies et sur 63 pontes de la même espèce déposées en saison sèche, et d'autre part, au laboratoire souterrain de Bitorri, sur 60 pontes de *Phlebotomus mirabilis* et quelques rares pontes de *Spelaeophlebotomus gigas*.

La durée de l'évolution de l'œuf que nous allons donner correspond à la période comprise entre le jour de la ponte et le jour où a été constatée la sortie des premières larves quel qu'en soit le nombre. Autrement dit, nos pondoires étant examinés chaque matin, nos observations ont été faites, suivant les cas, tantôt au tout début de l'éclosion de la ponte, alors que deux ou trois œufs seulement étaient éclos, tantôt après l'éclosion d'une partie plus importante ou de la totalité de la ponte. Etant donné le milieu dans lequel se développent ces larves (terre qui constitue les pondoires de *Phlebotomus mirabilis*, nourriture qui doit être mise dès l'apparition des jeunes larves dans les pots renfermant les pontes de *Phlebotomus schwetzi*), notre méthode ne permet pas de suivre de façon précise l'éclosion des derniers œufs et, en particulier, d'identifier les cas de quiescence individuelle.

Cependant, nous pouvons préciser que dans de nombreux cas, notamment chez *Phlebotomus schwetzi* où les œufs sont déposés directement sur le fond et les parois des pots de terre, nous avons eu l'occasion d'observer l'éclosion de la totalité de la ponte.

Chez *Phlebotomus mirabilis*, nous avons fréquemment constaté l'éclosion de tous les œufs visibles à la surface de la terre qui constitue le pondoir.

Sans pouvoir être très catégorique en ce domaine, nous estimons cependant qu'en général :

- l'éclosion de la plupart des œufs viables d'une même ponte est étalée sur 24 heures au maximum,
- les œufs non éclos au cours de ce laps de temps — nous en avons observé chez plusieurs pontes — n'éclosent pas dans les jours ou les semaines qui suivent et généralement meurent,
- enfin, les cas de quiescence individuelle, qui ont pu exister chez ces deux espèces, ont dû être peu nombreux, dans les conditions d'expérimentation qui étaient les nôtres.

5.1.2.1.1. *Phlebotomus schwetzi*.

La durée du développement embryonnaire a été étudiée chez cette espèce à partir de pontes déposées par des femelles sauvages, capturées à jeun, mises en élevage et nourries sur Souris blanches (VATTIER-BERNARD, 1968).

Rappelons que du mois de janvier 1967 au mois de mai inclus, l'élevage fut installé au Centre O.R.S.T.O.M. de Brazzaville dans le sous-sol d'un insectarium en construction, où cette espèce était venue spontanément s'abriter. A partir du mois de juin, pour des raisons techniques, notre élevage dut être transféré dans une pièce en demi-sous-sol, à l'Institut Pasteur de cette même ville.

Dans le tableau ci-dessous figurent les résultats obtenus, sous forme de moyennes mensuelles, ainsi que les conditions de température et d'hygrométrie dans lesquelles fut réalisé cet élevage.

	Durée moyenne de l'évolution (en jours)	Nombre de pontes	Température (1)	H. R.	Mois
Saison des pluies	8 et 9	2	≠ 26 à 27 °C	72 à 92 %	janvier
	8,5	24	» »	» »	février
	8,8	30	» »	» »	mars
	8,8	51	» »	» »	avril
	8,3	63	» »	» »	mai
Saison sèche ...	9,9	21	24 à 26,5 °C	72 à 89 %	juin
	11,3	17	20 à 24	70 à 85 %	juillet
	11	6	22 à 25	60 à 88 %	août
	10,6	19	23 à 25	73 à 88 %	septembre

(1) De janvier à juin, ne disposant pas d'appareils enregistreurs, nous avons quotidiennement relevé la température et l'H.R. à l'aide d'un thermomètre et d'un psychomètre placés en permanence dans le sous-sol de l'insectarium. Les mesures étaient faites chaque matin (7 à 10 h) et chaque soir (17 à 18 h) au moment des soins aux élevages. D'autres mesures ont été effectuées à des moments bien particuliers tels qu'après une tornade ou après que la plate-forme formant le toit du sous-sol ait subi plusieurs heures d'insolation ; quelques mesures ont été effectuées la nuit.

La lecture de ce tableau fait apparaître l'influence déterminante de la température sur la durée du développement embryonnaire.

Les moyennes mensuelles, en saison des pluies, diffèrent peu les unes des autres. Les variations de température, pendant cette période, sont d'ailleurs de faible amplitude. Par contre, en saison sèche, la durée moyenne de l'évolution de l'œuf augmente à mesure que la température baisse, et, au mois le plus froid (juillet), correspond la durée moyenne la plus longue.

Etant donné les différences constatées entre saison des pluies et saison sèche, nous représentons graphiquement les résultats obtenus par deux courbes C1 et C2 (fig. 21), chacune correspondant à l'une et l'autre des périodes précitées.

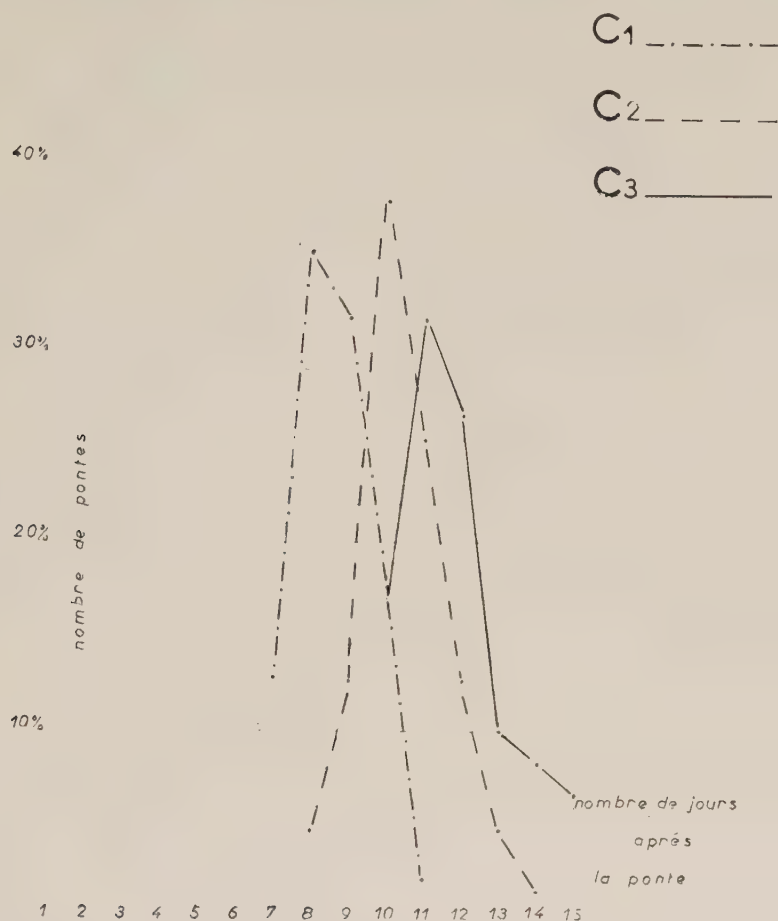


FIGURE 21. — Etude de la durée du développement embryonnaire : C1, chez *P. schwetzi* en saison des pluies ; C2 chez *P. schwetzi* en saison sèche ; C3, chez *P. mirabilis*.

La durée moyenne du développement embryonnaire est de 8,6 jours en saison des pluies et de 10,4 jours en saison sèche.

5.1.2.1.2. *Phlebotomus mirabilis*.

L'élevage ayant été réalisé au laboratoire souterrain de Bitorri, les pontes étudiées ont évolué à une température constante de 24 °C et en atmosphère quasi saturée d'humidité (H.R. = 96 à 100 %). Les temps obtenus sont les suivants :

Durée de l'évolution des œufs	Nombre de pontes	
	Absolu	en %
10 jours	10	16,7 %
11 »	19	31,7 %
12 »	16	26,7 %
13 »	6	10,0 %
14 »	5	8,3 %
15 »	4	6,6 %

La durée moyenne de la période ponte-éclosion de l'œuf, dans les conditions du laboratoire souterrain de Bitorri, est donc de 11,6 jours (courbe C3, fig. 21).

Signalons que deux pontes de *Phlebotomus mirabilis*, transportées en boîte isotherme de Bitorri à Brazzaville par la route (250 km, soit 8 à 10 heures de piste), et placées ensuite dans une enceinte à la température du laboratoire soit 26 °C environ, en atmosphère saturée d'humidité grâce à un dispositif à ruissellement d'eau, et dans l'obscurité totale, ont éclos respectivement au bout de 9 et 7 jours.

5.1.2.1.3. *Spelaeophlebotomus gigas*.

Les quelques rares pontes de *Spelaeophlebotomus gigas* obtenues au laboratoire souterrain de Bitorri ont éclos au bout de 14 jours.

5.1.2.2. *Durée totale de la vie préimaginale*.

Nous entendons par durée totale de la vie préimaginale la période écoulée entre le jour de la ponte et le jour de l'exuviation de l'adulte ⁽¹⁾.

5.1.2.2.1. *Chez Phlebotomus schwetzi*.

Cette période de la vie de *Phlebotomus schwetzi* a été étudiée à partir de pontes individuelles, déposées par des femelles sauvages, capturées à jeun, mises en élevage dans le sous-sol de l'insectarium et nourries sur souris blanches. Ces pontes ont donné naissance à 470 adultes. La vie préimaginale de ces phlébotomes s'est déroulée entièrement en saison des pluies, dans les conditions de température et d'hygrométrie déjà citées.

Les résultats figurent dans le tableau ci-dessous et sont représentés graphiquement par la courbe C4 (fig. 22).

Durée totale de la vie préimaginale	Nombre d'adultes éclos	
	Réel	en %
31 à 40 jours	35	7,4 %
41 à 50 »	118	25,1 %
51 à 60 »	195	41,5 %
61 à 70 »	99	21,1 %
71 à 80 »	23	4,9 %

La moyenne est de 54 jours.

5.1.2.2.2. *Chez Phlebotomus mirabilis*.

La durée de la vie préimaginale de cette espèce a fait l'objet d'une série d'observations effectuées à partir de pontes déposées soit par des femelles sauvages, soit par des femelles d'élevage.

Elle a été étudiée :

— sur 3 463 individus provenant de pontes déposées par des femelles capturées dans la grotte de Mey-Nzouari et mises en élevage collectif au laboratoire souterrain de Bitorri. Les résultats sont les suivants (courbe C5, fig. 22) :

(1) Nous avons choisi la durée totale de la vie préimaginale plutôt que celle de la vie larvaire pour éviter un grand nombre de manipulations et des risques d'erreur.

Durée totale de la vie préimaginale	Nombre d'adultes éclos	
	Réel	en %
71 à 80 jours	13	0,4 %
81 à 90 »	17	0,5 %
91 à 100 »	95	2,7 %
101 à 110 »	238	6,8 %
111 à 120 »	390	11,4 %
121 à 130 »	630	18,2 %
131 à 140 »	738	21,3 %
141 à 150 »	526	15,2 %
151 à 160 »	366	10,6 %
161 à 170 »	198	5,7 %
171 à 180 »	127	3,7 %
181 à 190 »	62	1,8 %
191 à 200 »	30	0,9 %
201 à 210 »	25	0,7 %
211 à 220 »	5	0,1 %
221 à 230 »	2	0,05 %

Durée minima : 70 jours,
 Durée maxima : 230 jours,
 Durée moyenne : 133,7 jours (1).

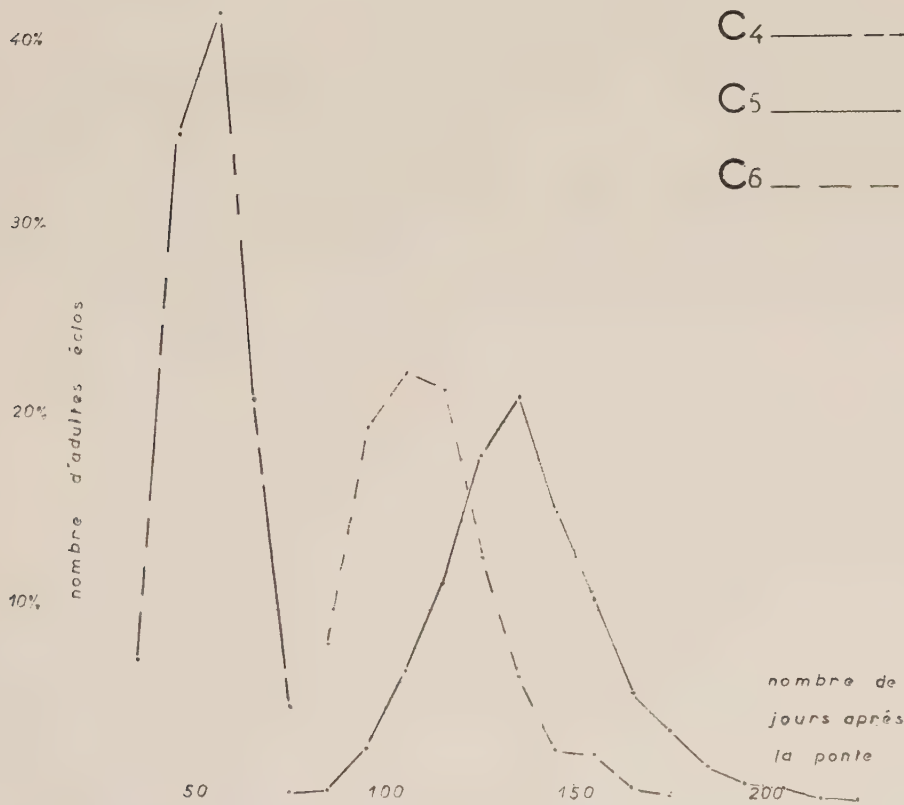


FIGURE 22. — Etude de la durée totale de la vie préimaginale : C4, chez *P. schwetzi*; C5, chez *P. mirabilis* (pontes provenant de femelles sauvages); C6, chez *P. mirabilis* (pontes provenant de femelles d'élevage).

(1) Cette moyenne et plusieurs de celles qui vont suivre sont calculées en prenant la valeur centrale de chaque classe.

— *sur 416 éclosions* d'adultes provenant de pontes déposées par des femelles d'élevage (1^{re} génération) au laboratoire souterrain de Bitorri (courbe C6, fig. 22). Les résultats obtenus sont :

Durée totale de la vie préimaginale	Nombre d'adultes éclos	
	Réel	en %
71 à 80 jours	11	2,6 %
81 à 90 »	34	8,2 %
91 à 100 »	82	19,7 %
101 à 110 »	94	22,6 %
111 à 120 »	90	21,7 %
121 à 130 »	53	12,8 %
131 à 140 »	27	6,5 %
141 à 150 »	11	2,6 %
151 à 160 »	10	2,4 %
161 à 170 »	3	0,7 %
171 à 180 »	1	0,2 %

Durée minima : 70 jours,

Durée maxima : 180 jours,

Durée moyenne : 110,6 jours.

— *à partir de quelques pontes individuelles.*

a. Ponte d'une femelle capturée à Meyra-Nzouari, nourrie en captivité sur Roussettes. Cette femelle, après avoir pris cinq repas de sang successifs (les 2, 4, 6, 8 et 10 octobre 1965), a effectué une première ponte le 12, puis s'est gorgée à nouveau le 15, pour finalement achever sa ponte le 16. Le 19, elle ne présentait aucun œuf résiduel. Dans le premier pondoir nous avons compté une dizaine d'œufs; dans le second plus d'une trentaine étaient visibles. Malencontreusement, les deux pondoirs ont été mis dans la même cage et y sont demeurés quand l'époque de l'éclosion des adultes est arrivée; aussi nous ne pouvons donner qu'un résultat global pour les deux pontes :

Nombre de jours après la première ponte	Nombre d'adultes éclos	
	Réel	en %
81 à 90 jours	2	3,3 %
91 à 100 »	10	16,6 %
101 à 110 »	3	5 %
111 à 120 »	3	5 %
121 à 130 »	3	5 %
131 à 140 »	18	30 %
141 à 150 »	7	11,6 %
151 à 160 »	7	11,6 %
161 à 170 »	3	5 %
171 à 180 »	3	5 %
181 à 190 »	1	1,6 %

Ces résultats sont représentés graphiquement par la courbe C7 (fig. 23). Cette courbe bimodale est particulièrement intéressante car elle révèle manifestement que les deux pontes ont eu un temps de développement différent.

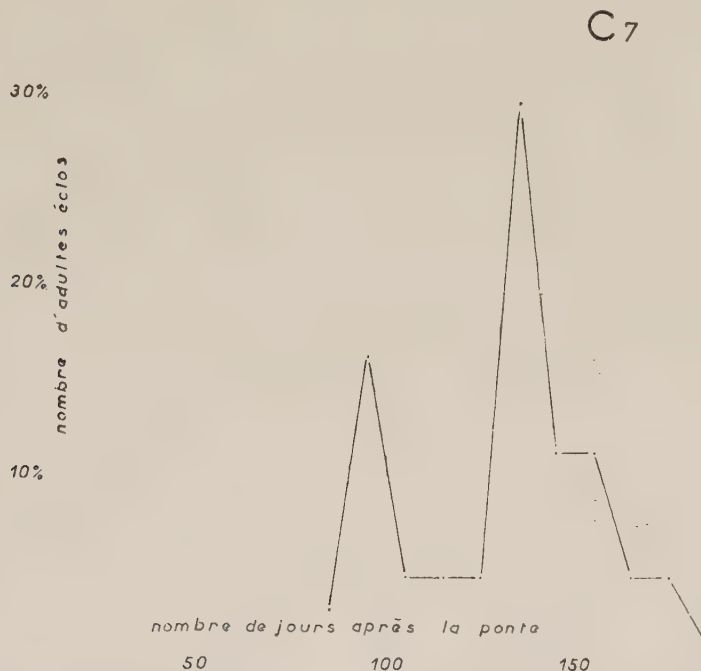


FIGURE 23. — Durée totale de la vie préimaginale étudiée à partir d'une ponte individuelle de *P. mirabilis* (ponte déposée par une femelle de capture).

b. Ponte d'une femelle d'élevage (1^{re} génération). Cette femelle est née dans notre élevage le 13 février 1966; elle a pris quatre repas de sang successifs (les 14, 15, 19 et 21 février); elle a effectué sa ponte en une seule fois le 28; elle est morte le 1^{er} mars. A la dissection, nous n'avons trouvé aucun œuf résiduel.

Les résultats sont les suivants (courbe C8, fig. 24) :

Durée totale du cycle évolutif	Nombre d'adultes éclos	
	Réel	en %
101 à 110 jours	9	14,5 %
111 à 120 » ...	25	40,3 %
121 à 130 » ...	17	27,4 %
131 à 140 »	8	12,9 %
141 à 150 » ...	3	4,8 %

— *Autres observations.*

Dans la grotte de Doumboula, près de Loudima, de la terre a été prélevée dans un gîte larvaire très richement peuplé. Elle a été transportée au laboratoire souterrain de Bitorri et mise dans de petites cuvettes placées à l'intérieur de cages en tergal de 30 × 30 × 30 cm. Cette opération avait pour but de nous donner des individus neufs pour expérimentation.

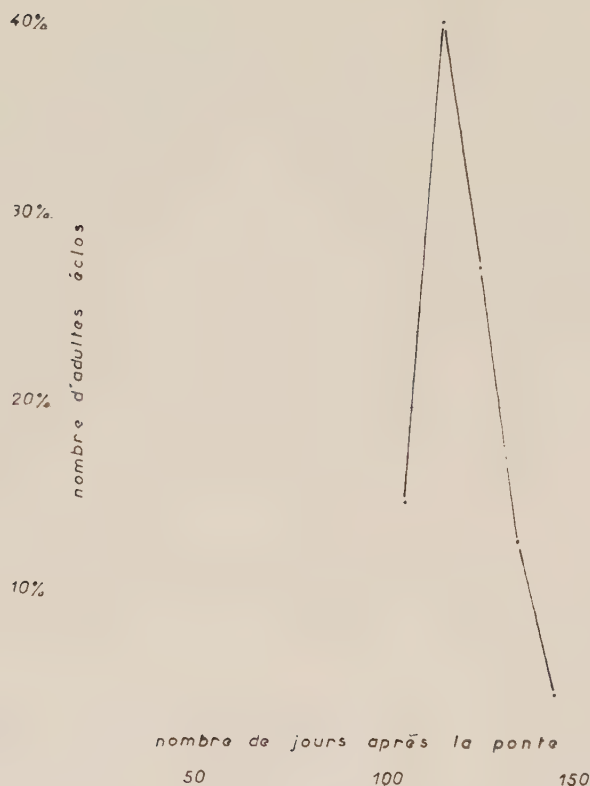
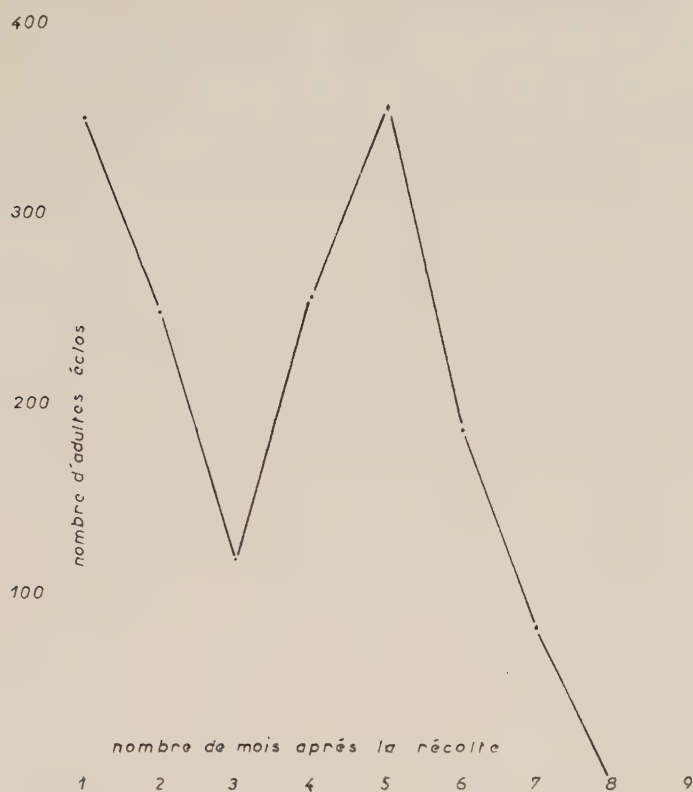
C₈

FIGURE 24. — Durée totale de la vie préimaginale étudiée à partir d'une ponte individuelle de *P. mirabilis* (ponte déposée par une femelle d'élevage).

1 633 adultes (786 femelles et 847 mâles) sont sortis de cette terre au cours des huit mois qui ont suivi le prélèvement. Bien que les dates de pontes nous soient bien entendu inconnues, il est intéressant de noter l'étalement dans le temps de ces éclosions, ce qui permet de fixer un temps maximum de développement (courbe C9, fig. 25).

Temps après le prélèvement de terre	Nombre d'adultes éclos
1 ^{er} mois (1 à 30 j)	354
2 ^e mois (31 à 60 j)	252
3 ^e mois (61 à 90 j)	122
4 ^e mois (91 à 120 j)	261
5 ^e mois (121 à 150 j)	361
6 ^e mois (151 à 180 j)	191
7 ^e mois (181 à 210 j)	87
8 ^e mois (211 à 240 j)	5

C₉

 FIGURE 25. — Etude de la durée de la vie préimaginale de *P. mirabilis* à partir d'un lot de larves prélevé à Doumboula.

La courbe C₉ présente, au niveau du 3^e mois, un minimum difficile à interpréter. Nous proposons deux hypothèses :

- 1° le fait du prélèvement et du transport (12 heures de piste pendant lesquelles les larves ont subi une certaine élévation de température) aurait provoqué une accélération sélective sur les larves du 4^e stade;
- 2° il y aurait eu, durant une certaine période, très peu de pontes dans le gîte larvaire où a été effectué le prélèvement du fait d'un déplacement de population dans la grotte qui est très vaste.

Enfin, nous avons placé ensemble dans une cage d'élevage collectif, cinq pondoirs semblables que nous avons laissés 10 jours, puis que nous avons sacrifiés plus tard à des dates diverses dans le but de faire l'inventaire numérique des différents stades larvaires contenus dans chacun d'eux.

Les résultats sont les suivants :

N° du pondoir	Age des larves	Nombre de					Total
		St. I	St. II	St. III	St. IV	Nymphes et adultes	
1	5 à 15 jours	32	2				34
2	56 à 66 »			55	21		76
3	87 à 97 »			8	80	3	91
4	113 à 123 »			23	64	8	95
5	164 à 174 »				7	16	23

5.1.2.3. *Durée de la vie nymphale.*

Au moment de la nymphose, la larve gagne la surface du pondoir et se fixe sur les bords de celui-ci.

Pour connaître la durée de la vie nymphale, nous avons isolé 76 nymphes de *Phlebotomus mirabilis* et 72 nymphes de *Phlebotomus schwetzi*.

5.1.2.3.1. *Phlebotomus schwetzi* (pendant la saison humide).

Les résultats sont les suivants :

Durée de la vie nymphale	Nombre de nymphes	
	Réel	en %
9 jours	15	20,8 %
10 »	22	30,6 %
11 »	25	34,7 %
12 »	10	13,9 %

La durée moyenne est de 10,4 jours (courbe C10, fig. 26).

5.1.2.3.2. *Phlebotomus mirabilis.*

Durée de la vie nymphale	Nombre de nymphes	
	Réel	en %
13 jours	16	21 %
14 »	24	31,6 %
15 »	22	28,9 %
16 »	10	13,2 %
17 »	4	5,3 %

La durée moyenne est de 14,5 jours (courbe C11, fig. 26).

5.1.3. CONCLUSIONS.

Deux conclusions principales se dégagent des différents résultats obtenus :

- 1° le développement postembryonnaire de *P. mirabilis*, espèce cavernicole, est en moyenne nettement plus long que celui des espèces épigées. Parmi ces dernières, seules des espèces des régions paléarctiques et néarctiques, qui entrent en diapause pour des périodes plus ou moins longues, présentent des cycles évolutifs de longueur comparable aux durées moyennes ou maximales de la vie préimaginale de *P. mirabilis*;
- 2° la durée du développement des stades préimaginaux chez *P. mirabilis* présente des variations de très grande amplitude. Elle peut varier, en effet, du simple au triple (80 à 240 jours).

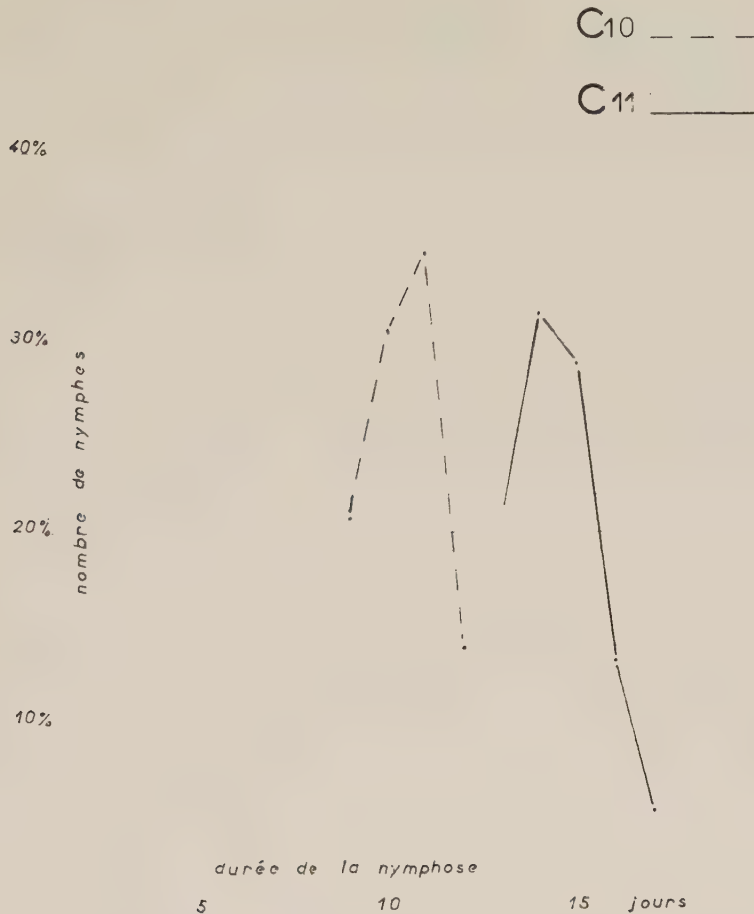


FIGURE 26. — Etude de la durée de la vie nymphale : C10, chez *P. schwetzi*; C11 chez *P. mirabilis*.

Essai d'interprétation.

S'agit-il de phénomène d'asthénobiose chez *P. mirabilis* ? Personnellement, nous ne pensons pas qu'il y ait un arrêt de croissance à un moment particulier du cycle chez cette espèce; par contre, nous pouvons affirmer que l'évolution de chacun des stades préimaginaux exige chez *P. mirabilis* une durée plus longue que chez les espèces épigées.

L'allongement du développement embryonnaire et postembryonnaire est un phénomène classique chez les cavernicoles. Différents auteurs l'ont observé chez plusieurs troglobies : DEROUET-DRESCO (1960) chez des Aranéides, JACOKI (1954) chez *Bathynella natans* (Syncaride), GINET (1960) chez *Niphargus orcinus virei* (Amphipode), GLACON-DELEURANCE chez les *Bathyscinae*, HEUTS (1952) chez un poisson : *Caecobarbus geertzi*, etc.

P. mirabilis, qui passe tout son cycle dans la grotte, se comporte comme un véritable troglobie et, en tant que tel, il est soumis à un ensemble de facteurs climatiques : humidité élevée, température modérée, obscurité, absence de mouvement d'air, taux élevé de gaz carbonique, dont les variations sont de très faible amplitude. Il est de ce fait privé d'un certain nombre de stimuli qui influent couramment l'activité et le métabolisme des épigées.

P. mirabilis présenterait donc, comme le dit VANDEL (1964) : « un ralentissement général de l'ontogénèse traduisant simplement, sur le plan embryogénique, le ralentissement du métabolisme et de l'activité endocrinienne qui sont des manifestations communes à tous les cavernicoles anciens ».

Mais ce ralentissement général de l'ontogénèse se révèle très inégal suivant les individus, puisque la durée de la vie préimaginale chez *P. mirabilis* présente des variations de très grande amplitude (80 à 240 jours) qui ne sont pas sans surprendre l'observateur.

Les inventaires respectifs des pondoirs 4 et 5, dans la dernière expérience, donnent des résultats assez révélateurs : larves du stade IV, nymphes et adultes sont ensemble proportionnellement plus nombreux chez le lot âgé de 87 à 97 jours que chez le lot de 113 à 123 jours.

Ces variations n'existent pas seulement d'une ponte à l'autre (variations inter-ponte) mais également au sein d'une même ponte (variations intraponte).

Il est fréquent d'observer par exemple dans un lot de larves provenant d'une même ponte, des individus ayant atteint le stade IV tandis que d'autres sont encore au stade II, ou bien encore d'obtenir à partir d'une ponte un certain nombre d'adultes alors que des larves sont encore au stade III.

Plusieurs facteurs sont susceptibles d'intervenir sur la plus ou moins grande rapidité du développement préimaginal de *P. mirabilis* : l'âge de la mère, la quantité et la qualité des repas de sang pris par celle-ci lors de l'ovogénèse, etc. Ces facteurs pourraient expliquer en partie la différence « d'activité évolutive » dont parlait ROUBAUD et qui existe entre certains Phlébotomes que cet auteur qualifiait d'*Insectes « hétérodynames »*.

Outre ces facteurs, dont nous reparlerons ultérieurement, il en est un autre, d'ordre nutritionnel, concernant les larves.

Le milieu dans lequel se développent les larves de *P. mirabilis* (mélange guano-terreux) est un milieu hétérogène; les particules nutritives y sont inégalement réparties; une larve de phlébotome dans ce milieu ne se déplace qu'avec lenteur. Il est donc possible que certaines larves trouvent à la sortie de l'œuf de quoi se nourrir correctement et croissent relativement vite, tandis que d'autres, moins favorisées, sont obligées de se déplacer afin de trouver, péniblement peut-être, de quoi survivre. Il est alors possible que le plus ou moins bon départ, pris par ces jeunes larves, influence au moins partiellement leur développement ultérieur.

Une ultime remarque nous semble devoir être faite au sujet de la dernière expérience.

Après 10 jours passés dans les mêmes conditions, les pondoirs 1 et 5 ne comptaient respectivement que 34 et 23 individus alors que les trois autres en contenaient 76, 91 et 95. Était-ce le fruit du hasard ? Les femelles avaient-elles fait un choix ? Y avait-il eu plus de mortalité dans les pondoirs 1 et 5 ? Dans les deux dernières hypothèses, pourquoi ?

Qu'il y ait eu choix ou mortalité, ce fait révélerait, s'il en était encore besoin après les nombreux échecs que nous avons eus au début de nos élevages, l'extrême sensibilité de *P. mirabilis* à certains facteurs du milieu et les conséquences qu'entraînent de légères variations de ceux-ci.

En effet, il est évident que les 5 pondoirs, malgré les précautions prises lors de leur confection, présentaient des différences telles que le degré d'humidité, le tassement de la terre, la répartition des matières nutritives... A ces différences, qu'il ne nous était pas possible d'apprécier, femelles et larves de *Phlebotomus mirabilis* sont vraisemblablement très sensibles.

Pour conclure, nous pensons :

- que l'allongement du cycle chez *P. mirabilis* est dû, comme chez tous les cavernicoles, à un ralentissement du métabolisme et de l'activité endocrinienne;
- que certains facteurs et conditions d'expérience, qui doivent parfois se retrouver dans la nature, peuvent freiner également le développement post-embryonnaire;
- mais que ces facteurs ou conditions ne sont pas les seuls à expliquer la très grande amplitude des variations observées;

- et qu'enfin, il existe vraisemblablement un rapport entre les larves à long développement et les œufs dont l'évolution a été lente et qui ont été pondus plus tardivement que les autres (cas de la ponte effectuée en deux fois, séparée par un repas (fig. 23, courbe C7).

5.2. Imago.

5.2.1. ACCOUPLEMENT ET FÉCONDATION.

Dans la nature aussi bien qu'en élevage, nous avons pu observer à maintes reprises des *P. mirabilis* et *S. gigas* accouplés.

Chez les deux espèces, mâle et femelle posés sur une paroi sont dans le prolongement l'un de l'autre, opposés par leur extrémité postérieure. S'ils sont sur une paroi verticale, la femelle est généralement en haut au-dessus du mâle. Nous avons vu des couples se déplacer et voler *in copula*, soit dans la nature soit dans des cages d'élevage de faibles dimensions.

Il s'agit donc de deux espèces sténogames.

L'accouplement est généralement très long. Nous avons eu l'occasion d'observer deux *S. gigas* accouplés pendant cinq heures dans une cage d'élevage au laboratoire de Bitorri.

A 10 heures du matin, mâle et femelle étaient accouplés, depuis peu de temps vraisemblablement, car il s'agissait d'une femelle que nous venions d'isoler un quart d'heure environ auparavant. Le couple était posé sur une paroi verticale de la cage en tergal, la femelle au-dessus du mâle. Ce dernier, agité d'une sorte de tremblement, entraînait sa partenaire dans un mouvement régulier de va-et-vient parallèle au support, leurs pattes restant fixées à celui-ci. De 10 heures à 13 h 30, ce mouvement fut continu, avec toutes les 20, 30 et 40 secondes une pause durant 2 à 5 secondes.

Au cours de ces trois heures et demie, le couple a changé trois fois de place. De la paroi verticale de la cage il est allé au plafond de celle-ci, puis sur la paroi verticale externe du pot servant de pondoir. A plusieurs reprises, nous avons vu le mâle lâcher le support et laisser ses pattes dans le vide tout en restant attaché à la femelle par ses genitalia. De 13 h 30 à 14 h, la femelle, apparemment épuisée, s'est aplatie à dix reprises le long du support; le couple restait ainsi un moment immobile : 30 secondes à une minute. De temps en temps la femelle était agitée de soubresauts. Puis le mâle semblait la soulever et le mouvement continu de va-et-vient recommençait.

A partir de 14 heures, ce mouvement se fit plus lent et les pauses plus longues. Puis le couple s'immobilisa. Vers 15 heures, mâle et femelle se séparèrent.

Certaines femelles de *P. mirabilis* s'accouplent plusieurs fois. Nous avons, en effet, observé un même couple de cette espèce à deux reprises *in copula*, à 24 heures d'intervalle.

Des dissections ont été pratiquées sur 75 femelles de *P. mirabilis* d'élevage, d'âge connu, avec examen des spermathèques afin de savoir à quel moment de leur vie les femelles étaient fécondées.

Les 25 femelles disséquées pendant les 10 premières heures de leur existence étaient toutes vierges. Chez 25 autres, disséquées 38 à 48 heures après leur exuviation, 54 % étaient fécondées. Enfin les 25 dernières, disséquées alors qu'elles étaient âgées de 48 à 58 heures, étaient toutes fécondées.

La fécondation dans la plupart des cas se produit avant la prise du premier repas de sang. 50 femelles d'âge connu ont été disséquées dès après leur premier repas de sang. 4 seulement avaient leurs spermathèques vides et 3 parmi celles-ci étaient très imparfaitement gorgées. Ces 4 femelles étaient âgées de 38 à 48 heures. Nous avons observé aussi quelques rares femelles gorgées *in copula*.

Il ne nous a pas été possible d'effectuer de semblables dissections sur *S. gigas*.

5.2.2. ALIMENTATION ET HÔTES.

5.2.2.1. Nourriture des mâles.

Chez les Phlébotomes, comme chez tous les représentants de certaines autres familles de Diptères Nématocères hématophages (*Culicidae*, *Ceratopogonidae*, *Simuliidae*), mâles et femelles se nourrissent de jus sucré et de nectar, mais seules les femelles sont hématophages.

Les mâles de *P. schwetzi* que nous avons recueillis dans le sous-sol de l'insectarium et qui s'abritent également dans la forêt voisine, peuvent trouver dans celle-ci jus sucré et nectar qui leur sont nécessaires. Le domaine souterrain ne peut vraisemblablement pas offrir aux mâles de *S. gigas* et de *P. mirabilis* une nourriture analogue. Mais il est possible qu'ils trouvent l'équivalent dans les déjections de Chauves-souris ou dans l'eau suintant à la surface des parois humides.

5.2.2.2. Préférences trophiques des femelles.

Ces préférences trophiques sont variables suivant les espèces.

— Préférences trophiques de *Phlebotomus mirabilis*.

Cette espèce est strictement inféodée au monde des Chauves-souris, et plus particulièrement à celui des Microchiroptères. La population de *P. mirabilis* est très dense dans les grottes où les Microchiroptères constituent d'importantes colonies. Ainsi en est-il dans la galerie amont de la grotte de Meya-Nzouari et dans la grotte de Doumboula, où *Miniopterus*, *Rhinolophus*, *Hipposideros*, *Triaenops*... sont très nombreux.

À défaut de Microchiroptères, *P. mirabilis* accepte de se nourrir sur Roussettes (*Roussettus aegyptiacus*) et il s'y gorge très bien.

Par contre, *P. mirabilis* refuse de se gorger sur Rat du genre *Praomys*, sur Souris blanche, sur Cobaye et sur Homme. Tous les essais que nous avons tentés demeurèrent sans succès. La femelle se laisse mourir plutôt que de se nourrir sur de tels hôtes. Nous n'avons jamais observé de femelles de cette espèce piquer un Athérure ou rôder autour des cages qui les contenaient.

— Préférences trophiques de *Spelaeophlebotomus gigas*.

Les préférences trophiques de cette espèce sont beaucoup plus variées que celles de l'espèce précédente.

Si *S. gigas* se nourrit aussi aisément sur Microchiroptères et Roussettes que *P. mirabilis*, il pique également le *Praomys*, divers Rats, la Souris blanche et l'Athérure (*Atherurus africanus*). Nous sommes même tentés de penser que l'Athérure est un de ses hôtes favoris au même titre que les Microchiroptères. Ceci pour deux raisons :

- dans la grotte-laboratoire de Bitorri, de nombreuses femelles de *S. gigas* étaient attirées par les Athérures qui étaient là en permanence, maintenus en captivité; elles venaient relativement nombreuses autour de leurs cages. Plusieurs fois, nous en avons observé en train de se gorger sur ces Porcs-épics;
- des *S. gigas* ont été récoltés dans des grottes où des traces d'Athérures (empreintes, piquants) étaient nombreuses.

Enfin, il attaque spontanément l'Homme dans les grottes.

Les différentes durées de repas que nous avons pu chronométrer ont varié de 3 à 15 minutes. Temps très courts, si on les compare à ceux enregistrés par ABONNENC *et coll.* (1957). Ceux-ci, en effet, ont observé chez les Phlébotomes épigés des durées de repas très variables allant de 10 minutes à 4 h 30. JOHNSON et HERTIG (1961) signalent que des femelles de *Phlebotomus gomezi* et *Phlebotomus sanguinarius* peuvent se gorger en moins d'une minute, tandis que d'autres le font en 5 minutes.

— *Préférences trophiques de Phlebotomus schwetzi.*

Notre élevage expérimental a été réalisé en nourrissant *P. schwetzi* sur Souris blanche et les femelles se gorgaient très bien.

Nous avons également essayé avec succès Roussettes et Gekkos.

Enfin dans la nature, cette espèce est très agressive pour l'Homme.

5.2.3. ETUDE DU CYCLE GONOTROPHIQUE.

5.2.3.1. Définitions.

Dès 1903, KOZHEVNIKOV soupçonnait une liaison étroite entre le repas de sang d'une femelle d'Anophèle et le développement de ses ovaires. En 1920, SELLA la mettait en évidence. En 1929, SWELLENGREBEL l'appelait « Concordance gonotrophique » et lui donnait valeur de loi; celle-ci pouvait s'énoncer ainsi : la prise d'un repas complet de sang est nécessaire et suffisante pour assurer le complet développement des œufs et la ponte. Chez les Arthropodes hématophages que caractérise cette loi de « Concordance ou harmonie gonotrophique », la période comprise entre deux repas comprend trois phases :

- la recherche de l'hôte et la prise de sang;
- la digestion de ce sang et la formation des œufs;
- la recherche des gîtes de ponte et l'oviposition;

dont l'ensemble constitue ce que l'on appelle le « cycle gonotrophique » (BEKLEMISCHEV, 1940).

5.2.3.2. Données bibliographiques.

La plupart des Phlébotomes épigés semblent, comme beaucoup de Diptères hématophages (*Anopheles*, *Culex*, *Simuliidae*), obéir à cette loi de la concordance gonotrophique. Ainsi en est-il, par exemple, des espèces éthiopiennes (*Phlebotomus magnus*, *Phlebotomus freetownensis sudanicus*, *Phlebotomus antennatus occidentalis*, *Phlebotomus dubius* et *Phlebotomus schwetzi*) élevées par ABONNENC *et coll.* (1957) ou des espèces américaines de Panama élevées par JOHNSON et HERTIG (1961).

Il arrive chez certains Phlébotomes comme aussi chez les *Aedes* (ROY, 1936) qu'une femelle ayant pris un repas incomplet ne mène à maturité qu'un certain nombre d'œufs; ce nombre est proportionnel à la quantité de sang ingérée. DETINOVA (1962) écrit à ce sujet : « For the time being it is not clear what neuro-humoral factors play in the oogenesis in some species of such bloodsucking *Diptera* as *Aedes*, *Phlebotomus*, *Simuliidae*, *Heleidae* and *Tabanidae*, in which ovarian development can occur even when an incomplete blood-meal is taken and digested (ROY, 1936, RUBTZOV, 1936, 1955, 1956; WOKE, 1937; DETINOVA, 1942; DOLMATOVA, 1942; CHAGIN, 1943; AMOSOVA, 1956; DUKE, CREAWE et BEESLEY, 1956; KRIVOSHEINA, 1957; PROKOFIEVA, 1957; GLUKHOVA, 1958). In these insects a close connexion has been noted between the amount of ingested blood and the number of developing eggs. This suggests that they possess a higher degree of gonotrophic concordance than those blood-sucking insects, such as *Anopheles maculipennis*, in which egg development can take place only when a full blood-meal has been taken and digested ».

Les œufs peuvent aussi se développer par autogénèse, c'est-à-dire sans que la femelle ait pris un repas de sang. DOLMATOVA (1946) signale des cas de développement par autogénèse chez *Phlebotomus papatasi* des régions précaucasiennes. Pour BEKLEMISCHEV (1957), ces phénomènes d'autogénèse constituent un premier pas vers la perte de l'hématophagie.

Des cas de dysharmonie gonotrophique ont été également observés.

Dès 1935, ADLER et THEODOR en ont signalé chez *Phlebotomus papatasi*; certaines femelles, en effet, se seraient nourries plusieurs fois entre deux pontes successives.

JOHNSON et HERTIG (1961) pensent avoir trouvé chez des femelles capturées dans la nature (5 sur 700) des indices laissant présumer chez certaines espèces de Panama la

prise de deux repas entre deux pontes successives. Ainsi des femelles prises en train de piquer ou aussitôt après s'être gorgées présentaient lors de la dissection qui a suivi des traces d'un ancien repas. Ces auteurs ont également observé que certaines femelles de capture pondaient leurs œufs très rapidement après le repas de sang (1 ou 2 jours), alors que la plupart de leurs sœurs pondaient leurs œufs plus tard (3 à 7 jours ou 4 à 8 jours) après le repas. En conséquence, ils émettent l'hypothèse d'un repas supplémentaire chez certaines femelles.

UNSWORTH et GORDON (1946) ont eu dans leur élevage de *Phlebotomus papatasi* en Grande-Bretagne de nombreux cas de dysharmonie gonotrophique puisque sur 48 femelles :

1	a pondu	après avoir pris	1 repas de sang,	
13	ont	»	»	3 »
27		»	»	4 »
7		»	»	5 » -

Mais ces auteurs n'indiquent pas si les femelles étaient fécondées avant la prise du premier repas. Chez de nombreuses espèces, les femelles vierges peuvent avoir leur développement ovarien inhibé.

Des cas de dysharmonie gonotrophique ont été signalés chez d'autres Diptères hématophages.

Chez *Anopheles gambiae* et *Anopheles funestus*, GILLIES (1954-1955) a observé de nombreux cas de discordance gonotrophique; il s'agissait surtout de femelles nullipares.

5.2.3.3. Observations personnelles.

5.2.3.3.1. Cycle gonotrophique de *Phlebotomus schwetzi*.

— Nombre de repas.

Dans notre élevage, *Phlebotomus schwetzi* a fait preuve d'une parfaite harmonie gonotrophique. Chaque femelle, en effet, n'a pris qu'un repas pour assurer le développement des œufs et la ponte.

— Intervalle exuviation de l'adulte - prise du repas.

97,1 % des femelles de *P. schwetzi*, dans les conditions de notre élevage, se sont gorgées dans les vingt-quatre heures qui ont suivi l'exuviation. Nos observations ont porté sur 140 femelles (courbe C12, fig. 27).

— Intervalle repas - ponte.

ABONNENC (1957) l'a étudié chez quelques espèces éthiopiennes (celles déjà citées précédemment); il a obtenu des temps variables de 3 à 9 jours.

JOHNSON et HERTIG l'ont également observé chez plusieurs espèces panaméennes. Nous donnons quelques-uns de leurs résultats choisis parmi les espèces piquant l'homme :

— <i>Phlebotomus sanguinarius</i>	3 à 10 jours,
— <i>Phlebotomus gomezi</i>	3 à 10 jours,
— <i>Phlebotomus trapidoi</i>	3 à 5 jours,
— <i>Phlebotomus ylephiletor</i>	2 à 8 jours,
— <i>Phlebotomus panamensis</i>	1 à 4 jours,
— <i>Phlebotomus pessoana</i>	3 à 7 jours.

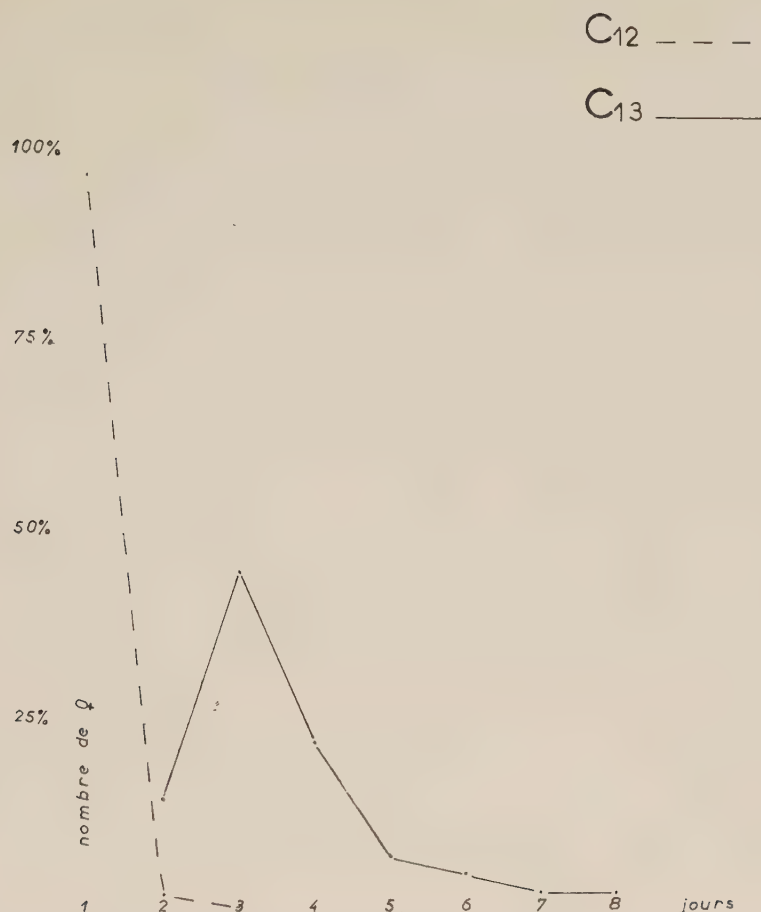


FIGURE 27. — Etude du temps écoulé entre l'exuviation de la femelle et la prise de son premier repas de sang : C12, chez *P. schwetzi*, C13, chez *P. mirabilis*.

Chez *P. schwetzi*, élevé à Brazzaville dans les conditions que nous avons décrites, l'intervalle entre le repas et la ponte a varié de 4 à 7 jours avec 290 femelles de capture (courbe C14, fig. 28) et de 4 à 8 jours avec 103 femelles d'élevage de première génération (courbe C15, fig. 28).

L'adulte se gorgeant en général le premier jour de son existence, les cycles les plus courts sont de 5 jours, les plus longs de 9 jours, mais ceux-ci sont assez rares. Il faut compter en moyenne des cycles de 6 et 7 jours.

5.2.3.3.2. Cycle gonotrophique de *Phlebotomus mirabilis*.

— Proportion des femelles d'élevage qui se gorgent en captivité.

Plusieurs centaines de *P. mirabilis* femelles ont éclos dans notre laboratoire souterrain de Bitorri. Certaines provenaient de la population de Mey-Nzouari, d'autres de la population de Doumboula. Quelle que soit leur origine, 55 % environ des femelles de première génération d'élevage acceptaient de se nourrir en captivité. Ainsi sur 796 femelles issues des larves d'un lot de terre prélevée à Doumboula, 444 se sont gorgées dans nos cages, sur Roussettes.

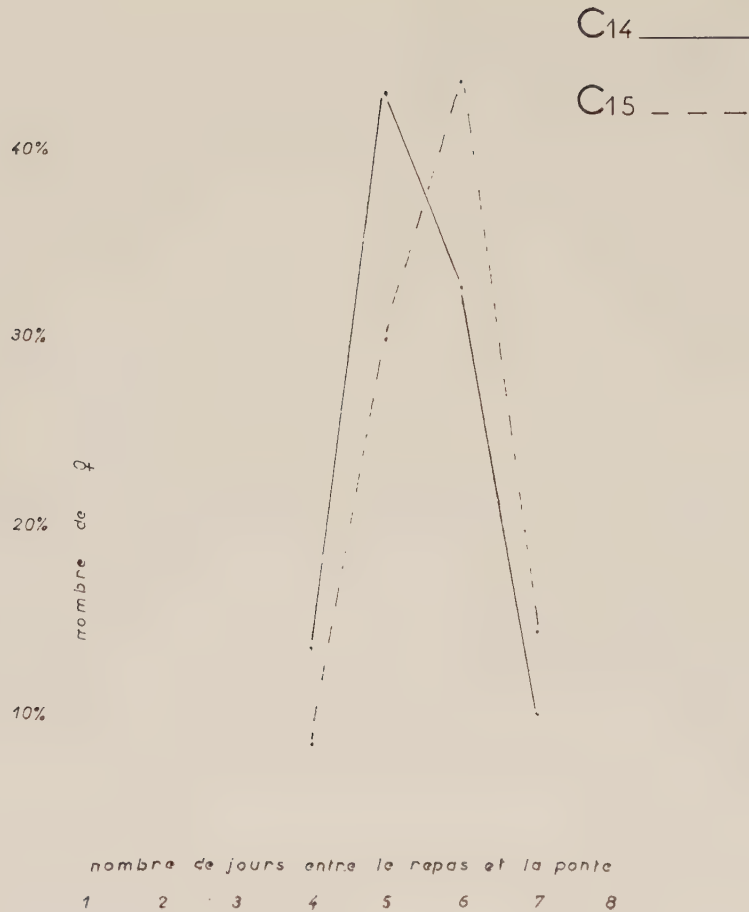


FIGURE 28. — Etude de l'intervalle repas-ponte chez *P. schwetzi* : C14, chez des femelles de capture; C15, chez des femelles d'élevage.

— *Nombre de repas par cycle.*

La dysharmonie gonotrophique est de règle chez *P. mirabilis* : plusieurs repas sont nécessaires, en effet, pour le complet développement des œufs et pour la réussite de la ponte. Mais celle-ci ne se produit pas dans tous les cas après le même nombre de repas.

— *Intervalle exuviation de l'adulte - premier repas.*

Les femelles de *P. mirabilis* se nourrissent plus tardivement que celles de *P. schwetzi*. Sur 444 femelles de *P. mirabilis* observées, aucune ne s'est gorgée au cours des 24 heures qui ont suivi l'exuviation et 67,5 % ont attendu les 3^e et 4^e jours après celle-ci pour prendre leur premier repas (courbe C13, fig. 27).

— *Cycles obtenus en nourrissant Phlebotomus mirabilis sur Roussettes.*

Nourri sur Roussettes, *P. mirabilis* prend un nombre très variable de repas pour mûrir sa ponte. Celle-ci peut commencer après 2, 3, 4 repas ou plus. Elle peut s'effectuer en plusieurs fois, entrecoupée d'un ou deux repas. La ponte est souvent incomplète, certaines femelles meurent d'ailleurs avant de l'avoir achevée.

La lettre R affectée d'un indice figurant le nombre de repas et la lettre P la ponte, nous avons représenté comme suit les différents cycles obtenus chez 80 femelles d'élevage de première génération nourries sur Roussette.

R2 P	15	femelles				
R2 P R2 P	3	»		25	%	
R2 P R3 P	2	»				
R3 P	18	»				
R3 P R P	3	»		27,5	%	
R3 P R2 P	1	»				
R4 P	10	»				
R4 P R P	2	»				
R4 P R P R2 P	1	»		17,5	%	
R4 P R3 P	1	»				
R5 P	15	»		20	%	
R5 P R2 P	1	»				
R6 P	4	»		5	%	
R7 P	1	»		1,25	%	
R3 P R3 P	1	»		1,25	%	
R4 P	1	»		1,25	%	
R5 P R P	1	»		1,25	%	
						Total des œufs inférieur à 60
						Total des œufs égal ou supérieur à 60

P. mirabilis nourri sur *Roussettus aegyptiacus* fait donc preuve d'une dysharmonie gonotrophique absolument déconcertante. Il prend un grand nombre de repas pour ne donner finalement qu'un nombre assez réduit d'œufs viables.

Nous sommes dans l'impossibilité d'établir un schéma de cycle gonotrophique quel qu'il soit.

— *Cycles obtenus en nourrissant Phlebotomus mirabilis* sur *Miniopterus minor* minor Peters.

Ainsi nourri, *P. mirabilis*, à Doumboula, s'est montré beaucoup moins fantaisiste. Malheureusement, nous n'avons pu expérimenter que sur un nombre restreint de femelles.

a. Résultats obtenus avec les femelles neuves d'âge connu.

Les gîtes larvaires dans lesquels nous comptons trouver bon nombre de nymphes susceptibles de nous donner des femelles neuves, se sont révélés lors de cette expérience à Doumboula beaucoup plus pauvres que lors des missions précédentes. En 7 semaines, nous n'avons pu obtenir que 10 femelles neuves.

Sur ces 10 femelles :

- 2 ont refusé de se gorger et sont mortes au bout de 4 et 5 jours,
- 2 ont été sacrifiées volontairement après leur deuxième repas,
- 6 ont accompli un cycle complet.

Schémas des cycles obtenus.

(Nous appelons X le jour de l'exuviation de la femelle.)

X : éclosion.

X + 2 jours : premier repas,

X + 4 jours : deuxième repas,

X + 8 jours : ponte.

X : éclosion.

X + 3 jours : premier repas,

X + 5 jours : deuxième repas,

X + 9 jours : ponte.

{ Chez 5 femelles.

{ Chez 1 femelle.

Toutes ces femelles ont été disséquées après la ponte; aucune d'entre elles ne conservait d'œufs résiduels.

b. Résultats obtenus chez les femelles à jeun, récoltées au-dessus des gîtes larvaires.

Etant donné le petit nombre de femelles obtenues à partir de la terre de gîte larvaire, nous avons isolé des femelles de capture. Chaque matin, en effet, lors des captures effectuées en partie sur des parois dominant des gîtes larvaires, nous récoltions à Doumboula une assez forte proportion de femelles qui, examinées soigneusement à la loupe binoculaire, nous paraissaient être à jeun. Nous en avons disséqué une trentaine pour connaître leur état physiologique.

A cet effet, nous examinions les ovocytes et les glandes annexes. Ces dernières permettent notamment chez des femelles ayant des ovocytes au stade I de conclure avec un minimum d'erreur si les femelles sont nullipares ou pares.

Les résultats furent les suivants :

- 10 femelles nullipares avec ovocytes au stade I,
- 15 femelles pares avec ovocytes au stade I,
- 2 femelles pares ou nullipares (?) avec ovocytes au stade I,
- 1 femelle pare ou nullipare (?) avec ovocytes au stade II,
- 2 femelles pares avec ovocytes au stade I et respectivement 1 et 2 œufs résiduels.

Parmi ces femelles nous avons donc, d'une part des femelles nouvellement écloses et d'autre part, des femelles venant d'achever leur ponte et recommençant un cycle. Malgré les risques d'erreur, nous avons jugé utile d'isoler un certain nombre de ces femelles et de suivre leur évolution.

Sur 51 de ces femelles isolées, 36 ont effectué au moins un cycle complet. Parmi les 15 autres, certaines avaient vraisemblablement effectué déjà plusieurs cycles ; elles sont mortes sans même avoir pris un repas en captivité.

Schémas des cycles obtenus.

(Nous appelons Y le jour du premier repas pris en captivité.)

Y : premier repas.	{	Chez 23 femelles.
Y + 2 jours : deuxième repas.		
Y + 6 jours : ponte.		
Y : premier repas.	{	Chez 5 femelles.
Y + 2 jours : deuxième repas.		
Y + 7 jours : ponte.		
Y : premier repas.	{	Chez 1 femelle.
Y + 3 jours : deuxième repas.		
Y + 9 jours : ponte.		
Y : premier repas.	{	Chez 1 femelle.
Y + 4 jours : deuxième repas.		
Y + 6 jours : troisième repas.		
Y + 10 jours : ponte.		
Y : premier repas.	{	Chez 1 femelle.
Y + 2 jours : deuxième repas.		
Y + 6 jours : troisième repas.		
Y + 11 jours : ponte.		
Y : premier repas.	{	Chez 1 femelle.
Y + 2 jours : deuxième repas.		
Y + 5 jours : troisième repas.		
(gorgée légèrement).		
Y + 7 jours : ponte.	{	

Y : premier repas.	}	Chez 1 femelle.
Y + 2 jours : deuxième repas.		
Y + 3 jours : troisième repas.		
Y + 6 jours : ponte.		
Y : premier repas.	}	Chez 1 femelle.
Y + 2 jours : deuxième repas.		
Y + 3 jours : troisième repas.		
Y + 8 jours : ponte.		
Y : premier repas.	}	Chez 1 femelle.
Y + 2 jours : deuxième repas.		
Y + 3 jours : troisième repas.		
Y + 5 jours : quatrième repas.		
Y + 8 jours : ponte.		
Y : premier repas.	}	Chez 1 femelle.
Y + 2 jours : deuxième repas.		
Y + 4 jours : troisième repas.		
Y + 8 jours : ponte suivie d'un repas, (1 ^{er} repas du 2 ^e cycle).		
Y + 10 jours : 2 ^e repas du 2 ^e cycle.		
Y + 14 jours : 3 ^e repas du 2 ^e cycle.		
Y + 17 jours : ponte.		
Y + 18 jours : 1 ^{er} repas du 3 ^e cycle.		
Y + 21 jours : 2 ^e repas du 3 ^e cycle.		
Y + 24 jours : ponte.		
Y + 26 jours : 1 ^{er} repas du 4 ^e cycle.		
Y + 30 jours : 2 ^e repas du 4 ^e cycle.		
Y + 32 jours : 3 ^e repas du 4 ^e cycle.		
Y + 34 jours : morte dans ponte, (n'a pu être disséquée).		

En résumé, nous avons obtenu les catégories suivantes :

- R2 P : 34, soit 82,8 %,
- R3 P : 6, soit 14,6 %,
- R4 P : 1, soit 2,4 %.

Il semblerait donc que d'une façon habituelle, deux repas suffisent à *P. mirabilis* nourri sur Microchiroptère pour mûrir sa ponte. Dans la plupart des cas, ces deux repas se font à 48 heures d'intervalle et la ponte se produit quatre jours après le deuxième repas. La digestion du premier repas se fait environ en 48 heures, celle du deuxième repas entre 48 et 72 heures. Comme le plus souvent le premier repas est pris le deuxième ou troisième jour après l'exuviation de la femelle, les cycles s'étaleraient donc sur 8 à 9 jours.

— Dissections.

Des dissections de femelles fraîchement gorgées ont été effectuées afin de savoir à quel moment de leur développement ovarien les femelles prenaient leurs différents repas de sang.

70 femelles fraîchement gorgées furent récoltées à Doumboula et aussitôt disséquées. Les résultats furent les suivants :

- 41,4 % avaient des ovocytes au stade I (45 — 50 μ m),
- 11,4 % avaient des ovocytes au stade II (50 — 100 μ m),
- 41,4 % avaient des ovocytes au stade III (100 — 200 μ m),
- 5,7 % avaient des ovocytes au stade IV (> 200 μ m).

2 femelles d'élevage furent sacrifiées aussitôt après leur deuxième repas; la première présentait des ovocytes au stade III de 110 à 125 μ m, la seconde des ovocytes également au stade III de 180 à 195 μ m.

— *Interprétation.*

Il semblerait donc que le schéma du cycle gonotrophique le plus courant chez *P. mirabilis*, lorsque celui-ci est nourri sur l'hôte de son choix, soit ainsi :

- à la date Y : ovaire au stade I : premier repas,
- à la date Y + 2 jours : ovaire au stade III : deuxième repas,
- à la date Y + 6 jours : ovaire au stade V : ponte.

Précisons que certaines femelles prennent leur deuxième repas en début de stade III et d'autres à la fin. Les ovocytes des 2 femelles d'élevage qui ont été disséquées aussitôt après leur deuxième repas sanguin mesuraient respectivement : 100-125 μm et 180-195 μm .

Parmi les femelles ayant pris trois repas avant la ponte (14,6 %), plusieurs vraisemblablement avaient pris un repas incomplet : celui-ci ayant été interrompu (mouvement de l'hôte par exemple). En élevage comme dans la nature, il est relativement fréquent d'observer des femelles fraîchement gorgées (sang rouge vif) mais n'ayant pris qu'un très faible volume de sang.

Il est possible qu'une autre partie des 14,6 % comprenne des femelles pares plus affaiblies que les autres, parce que plus âgées. Celles qui ont accompli plusieurs cycles se gorgent plus difficilement et moins complètement. Nous avons, en effet, observé que beaucoup de femelles sont très affaiblies après la ponte; en élevage la plupart meurent après celle-ci.

Par ailleurs, nous avons observé à plusieurs reprises que certaines femelles en élevage, prenant un repas après la ponte, le digéraient très rapidement (24 heures). Dès le lendemain, elles semblaient presque à jeun et ne présentaient pas l'aspect prégravide (correspondant au stade II ovarien) observé chez les femelles neuves après la digestion de leur premier repas. Elles semblaient avoir pris un repas « pour rien ».

Bien que nos expériences à Doumboula aient porté malheureusement sur un nombre assez limité de sujets, nous pensons qu'il y a un rapport entre les femelles prenant trois repas (14,6 %) et celles se gorgeant au stade II (11,4 %).

Le schéma de leur cycle gonotrophique pourrait être le suivant :

- stade ovarien I : premier repas,
- stade ovarien II : deuxième repas,
- stade ovarien III fin, ou IV : troisième repas.

Il est possible que les femelles qui prennent un deuxième repas au stade II voient leur troisième repas repoussé au stade IV. Certaines femelles fraîchement gorgées puis disséquées présentaient des ovaires à ce stade.

Quant au cas des femelles prenant 4 repas, il semble être accidentel.

— *Discussion.*

- *P. mirabilis* présente une dysharmonie gonotrophique certaine, non seulement en élevage mais aussi dans la nature comme le prouvent les dissections effectuées sur des femelles de capture fraîchement gorgées,
- cette dysharmonie gonotrophique n'est pas accidentelle; elle n'est pas le fait de quelques femelles, comme il arrive parfois dans certains élevages; elle semble absolument générale et se rencontre chez toutes les femelles des populations de Meya-Nzouari et de Doumboula,
- le schéma du cycle gonotrophique est variable et semble dépendre principalement de l'animal-hôte : cycle le plus souvent à deux repas lorsque l'hôte est un Minioptère, cycle particulièrement perturbé à nombre variable et imprévisible de repas lorsque l'hôte est une Roussette.

Pourquoi cette dysharmonie ? Est-elle la conséquence pour *P. mirabilis* de la vie en milieu cavernicole ? Est-ce la preuve d'une adaptation plus ou moins réussie de

cette espèce au domaine souterrain ou plutôt d'une évolution encore en cours ? La dysharmonie gonotrophique existe-t-elle chez d'autres Diptères hématophages cavernicoles ?

L'étude biologique des *Culicidae* et *Phlebotominae* cavernicoles n'avait jamais été abordée jusqu'à ces dernières années; aussi les données que nous possédons sont de date récente, les observations trop souvent fragmentaires et l'expérimentation insuffisamment poussée pour que nous puissions essayer de répondre à tant de questions.

Nous savons cependant qu'une dysharmonie gonotrophique existe chez *Anopheles caroni* Adam, 1961, espèce troglophile et chez *Anopheles hamoni* Adam, 1962, espèce troglobie. Il y aurait chez ces deux espèces, respectivement, 2 et 3 stades prégravidés (ADAM et VATTIER, 1964; ADAM, VATTIER et PAJOT, 1964).

Il serait prématuré d'affirmer que cette dysharmonie gonotrophique est plus ou moins générale chez les Diptères hématophages cavernicoles. Toutefois, nous pensons que celle-ci, au même titre que l'extrême lenteur du développement larvaire, peut être la conséquence, en partie tout au moins, de la constance des conditions physiques du milieu souterrain : haut degré d'humidité, teneur élevée en gaz carbonique, etc., qui abaissent le métabolisme de ces espèces.

5.2.3.3.3. Cycle gonotrophique de *Spelaeophlebotomus gigas*.

Nous n'avons pu obtenir le cycle complet de cette espèce mais quelques observations cependant ont été faites.

A défaut de femelles d'âge connu que nous n'avons pu nous procurer, des femelles de capture ont été isolées et observées suivant les techniques employées pour *P. mirabilis*.

Ces femelles en captivité furent nourries dans la plupart des cas sur nous-même ou sur Roussette et accidentellement sur Athérure.

Une quarantaine de femelles de capture furent ainsi isolées. Certaines déjà subgravidés ont déposé des pontes plus ou moins complètes sans se nourrir en captivité, d'autres se sont gorgées. Parmi ces dernières, 9 ont pris un repas unique et 10 autres, deux repas, avant de pondre. Les 9 femelles qui n'ont pris qu'un repas, se sont gorgées sur nous ou sur Roussette. Quant aux autres :

- 3 ont pris leur 2 repas sur nous-même,
- 3 ont pris leurs 2 repas sur Roussette,
- 2 ont pris 1 repas sur nous-même et 1 repas sur Roussette,
- 2 ont pris 1 repas sur Athérure et 1 repas sur Roussette.

La dysharmonie gonotrophique existe donc chez *Spelaeophlebotomus gigas*, au moins dans certaines conditions.

5.2.3.4. La ponte.

5.2.3.4.1. Mécanisme de la ponte.

ABONNENC (1957) l'a bien observé et décrit chez *Phlebotomus freetownensis sudanicus*. « Dans un premier temps, la femelle allonge en l'abaissant par contractions lentes, son abdomen, de façon que la face ventrale de ce dernier soit en contact avec le support; dans un deuxième temps relativement rapide, on voit les trois derniers segments abdominaux se redresser, formant avec les autres un angle de 45°; en même temps, les cerques s'écartent et un œuf est évacué au deux tiers; dans un troisième temps aussi rapide que le second, l'extrémité de l'abdomen se recourbe vers le bas, les cerques toujours écartés et l'œuf est déposé. Les contractions reprennent alors pour la ponte d'un autre œuf... ».

Cette description et les observations personnelles qui suivent sont valables pour les trois espèces que nous avons étudiées : *Phlebotomus schwetzi*, *Phlebotomus mirabilis*, *Spelaeophlebotomus gigas*.

Tous les œufs ne sont pas pondus régulièrement, les uns après les autres. La femelle s'arrête parfois et s'accorde un temps de repos de durée très variable allant de quelques minutes à plusieurs heures, puis la ponte reprend.

Les œufs sont généralement éparpillés à la surface du pondoir, mais il arrive qu'ils soient groupés par deux ou trois ou agglomérés en paquets. Si l'adulte a été isolé dans un pot, on observe aussi bien des œufs sur les parois verticales que sur le fond.

5.2.3.4.2. Importance de la ponte.

— Rappel bibliographique.

ABONNENC (1957) a obtenu en élevage :

chez *Phlebotomus freetownensis sudanicus* * : 9 pontes de 17 à 83 œufs,
 chez *Phlebotomus freetownensis magnus* * : 3 pontes de 18, 28 et 55 œufs,
 chez *Phlebotomus antennatus occidentalis* ** : 3 pontes de 42, 52 et 80 œufs,
 chez *Phlebotomus dubius* : 1 ponte de 37 œufs,
 chez *Phlebotomus schwetzi* : 2 pontes de 25 et 31 œufs.

JOHNSON et HERTIG (1961). Résultats obtenus avec quelques espèces piquant l'homme. Ce sont des pontes de femelles de capture.

Espèces	Nombre moyen d'œufs par ♀	Extrêmes	Nombre de ♀ sur lequel portent les résultats
<i>Phlebotomus sanguinarius</i>	27	1 à 80	2.268
<i>Phlebotomus gomezi</i>	29	1 à 72	377
<i>Phlebotomus trapidoi</i>	21	1 à 75	1.103
<i>Phlebotomus ylephiletor</i>	27	1 à 92	449
<i>Phlebotomus panamensis</i>	28	1 à 90	1.215
<i>Phlebotomus pessoana</i>	20	2 à 55	147

— Observations personnelles.

a) CHEZ PHLEBOTOMUS SCHWETZI. La dissection de 71 femelles de capture dont les ovocytes étaient au stade IV et V permet de supposer que les pontes dans la nature sont beaucoup plus importantes que celles obtenues en élevage. Les résultats *** de ces dissections ont été les suivants (courbe C16, fig. 29) :

Nombre d'ovocytes IV et V bien développés	Nombre de ♀
31 à 40	2,8 %
41 à 50	7,0 %
51 à 60	8,4 %
61 à 70	9,9 %
71 à 80	19,7 %
81 à 90	22,5 %
91 à 100	14,1 %
101 à 110	14,1 %
111 à 120	1,5 %

Moyenne : 74,6.

* *P. freetownensis sudanicus* et *P. freetownensis magnus* sont compris dans la synonymie de *P. magnus* Sinton, 1932 (ABONNENC et YVORE, 1963).

** *P. antennatus occidentalis* est synonyme de *P. antennatus* Newstead, 1912.

*** Ces résultats, ainsi que les suivants, sont représentés sous forme de courbes cumulatives (C16, C17, C18 et C19) par souci de clarté et afin de rendre plus facile la lecture de ces graphiques.

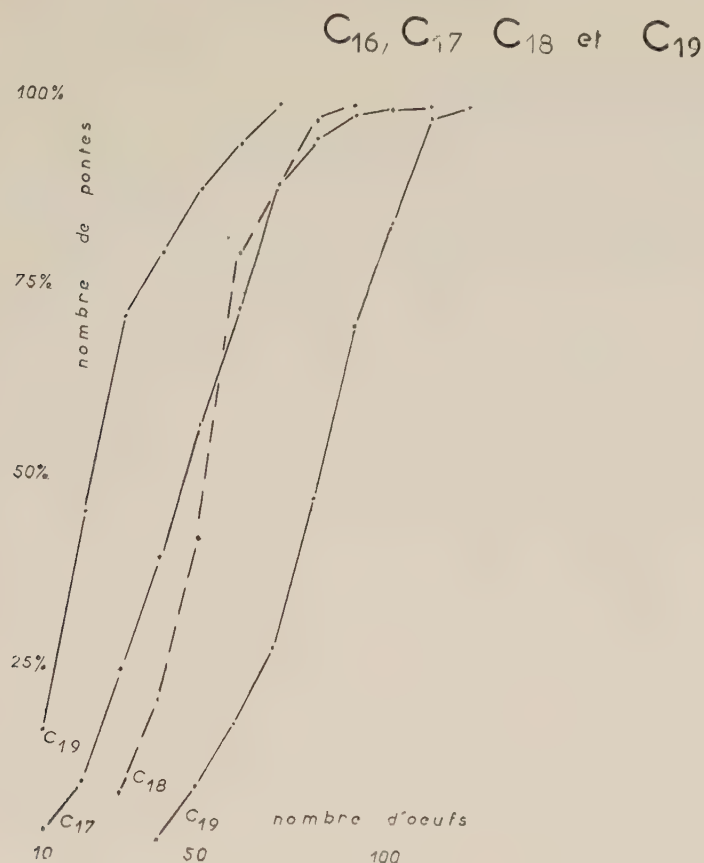


FIGURE 29. — Etude de l'importance de la ponte : C_{16} , chez *P. schwetzi* dans la nature (d'après les dissections); C_{17} , chez *P. schwetzi* en élevage; C_{18} , chez *P. mirabilis* dans la nature (d'après les dissections); C_{19} , chez *P. mirabilis* en élevage (d'après le nombre d'adultes éclos).

Le nombre d'œufs de 137 pontes déposées par des femelles d'élevage de première génération a été soigneusement compté. Il s'agit de pontes obtenues dans des pots ne contenant pas de terre. Les risques d'erreur sont donc minimes. Les résultats furent les suivants (courbe C_{17} , fig. 29) :

Nombre d'œufs	Nombre de pontes	
	Réel	en %
1 à 10	5	3,6 %
11 à 20	9	6,5 %
21 à 30	21	15,3 %
31 à 40	20	14,6 %
41 à 50	24	17,5 %
51 à 60	21	15,4 %
61 à 70	23	16,8 %
71 à 80	8	5,9 %
81 à 90	4	3,0 %
91 à 100	1	0,7 %
101 à 110	1	0,7 %

Moyenne : 45,2.

Les pontes moyennes dans la nature peuvent donc atteindre 70 à 80 œufs tandis qu'en élevage elles ne dépassent pas 40 à 50 œufs.

b) CHEZ PHLEBOTOMUS MIRABILIS.

Comme chez *P. schwetzi*, un certain nombre de femelles de capture ayant des ovocytes aux stades IV et V ont été disséquées aussitôt après la récolte pour pouvoir évaluer la ponte moyenne réalisée dans la nature.

Nos résultats furent les suivants (courbe C18, fig. 29) :

Nombre d'ovocytes bien développés	Nombre de femelles	
	Réel	en %
21 à 30	5	8,9 %
31 à 40	7	12,5 %
41 à 50	12	21,4 %
51 à 60	21	37,5 %
61 à 70	5	8,9 %
71 à 80	5	8,9 %
81 à 90	1	1,8 %

Moyenne : 51,3.

En élevage : vu le risque d'erreur qu'il y a à évaluer une ponte en comptant les œufs sur la terre des pondoirs, les chiffres suivants correspondent non pas au nombre des œufs observés mais au nombre d'adultes éclos à partir de ces pontes.

Résultats sur 70 pontes déposées par des familles d'élevage de première génération (courbe C19, fig. 29) :

NOMBRE D'ADULTES ÉCLOS	NOMBRE DE PONTES	
	RÉEL	EN %
1 à 10	12	17,1 %
11 à 20	20	28,6 %
21 à 30	18	25,7 %
31 à 40	6	8,6 %
41 à 50	6	8,6 %
51 à 60	4	5,7 %
61 à 70	4	5,7 %

Moyenne : 25,8.

En résumé :

ESPÈCE	PONTE MOYENNE DANS LA NATURE	PONTE MOYENNE EN ÉLEVAGE
<i>Phlebotomus schwetzi</i>	74,6	45,2
<i>Phlebotomus mirabilis</i>	51,3	25,8

5.2.3.4.3. *Dégénérescence ovarienne.*

Au cours de nos multiples dissections, nous avons fréquemment observé des phénomènes de dégénérescence ovarienne soit sur des femelles de capture récoltées à Meya-Nzouari, soit chez des femelles d'élevage au laboratoire de Bitorri.

A Doumboula, nous avons fait une série de récoltes et de dissections afin de connaître l'ampleur de ces phénomènes de dégénérescence.

Sur 101 femelles de capture récoltées dans la grotte de Doumboula et aussitôt disséquées, 66 d'entre elles, soit 65,3 %, présentaient des ovocytes dégénérés ou des ovocytes à différents stades de développement (fig. 30).

Nous avons fréquemment observé des follicules dont le développement du vitellus n'était pas en rapport avec la taille; le vitellus occupait par exemple les 4/5 ou les 5/6 du follicule, et celui-ci conservait la taille d'un stade III jeune. Ces follicules devaient avoir stoppé leur croissance et étaient appelés à dégénérer.

Dans le pourcentage de 65,3 % sont incluses toutes les femelles chez lesquelles nous avons pu observer et compter au moins une dizaine d'ovocytes soit dégénérés, soit très en retard dans leur développement par rapport aux autres. Chez 22,5 % de ces femelles, le nombre d'ovocytes anormaux atteint au minimum 30.

Voici quelques cas observés assez typiques :

- 1° 49 ovocytes au stade IV (200-220 μm) et 21 ovocytes complètement dégénérés;
- 2° 50 ovocytes au stade IV (200-220 μm), 12 au stade III (150-160 μm) et 10 dégénérés;
- 3° 60 ovocytes de 70 à 185 μm et 10 dégénérés;
- 4° 58 ovocytes de 85 à 210 μm (st. II, III et IV), 6 dégénérés;
- 5° 25 ovocytes au stade IV (250-285 μm), 10 au stade III (120 à 150 μm), très nombreux ovocytes dégénérés;
- 6° 30 ovocytes au stade IV (300 à 320 μm), tous les autres ovocytes dégénérés.

— *Discussion.*

Les phénomènes de dégénérescence folliculaire sont fréquents chez les Diptères, hématophages; plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer cette dégénérescence; quelques-unes ont été confirmées (DETINOVA, 1962).

D'après cet auteur, l'analyse de toutes les données montre qu'en général il est impossible d'expliquer la dégénérescence ovarienne par l'influence de quelque facteur agissant sur l'organisme, puisqu'elle peut être due aux causes les plus variées.

Elle a été décrite chez *Anopheles maculipennis* (NICHOLSON, 1921; POLOVODOVA, 1947; DETINOVA, 1949; MARKOVICH, 1951) et il est probable qu'une des causes principales de la dégénérescence folliculaire chez le moustique soit l'ingestion par la femelle d'une quantité insuffisante de sang.

Cette hypothèse se trouverait confirmée chez les femelles dont les estomacs sont infectés de Microsporidies (DETINOVA, 1962). Chez ces femelles, en effet, une dégénérescence à grande échelle et même totale des follicules a été notée durant une série de cycles gonotrophiques consécutifs.

Selon Hosoi (1954) lorsque *Culex pipiens pallens* est nourri avec de la caséine, un nombre considérable de follicules se développe jusqu'au stade II, mais la majorité d'entre eux dégénère ensuite. La raison de la dégénérescence doit être due à un manque en certains facteurs nutritifs nécessaires à l'entier développement des follicules.

DETINOVA (1962) confirme l'hypothèse que la cause de la dégénérescence est une insuffisance qualitative de la nourriture. Chez des femelles dont les estomacs ont été artificiellement distendus et qui n'ont pas pris de repas de sang complet, les follicules commencent à se développer, mais le développement n'est pas total.

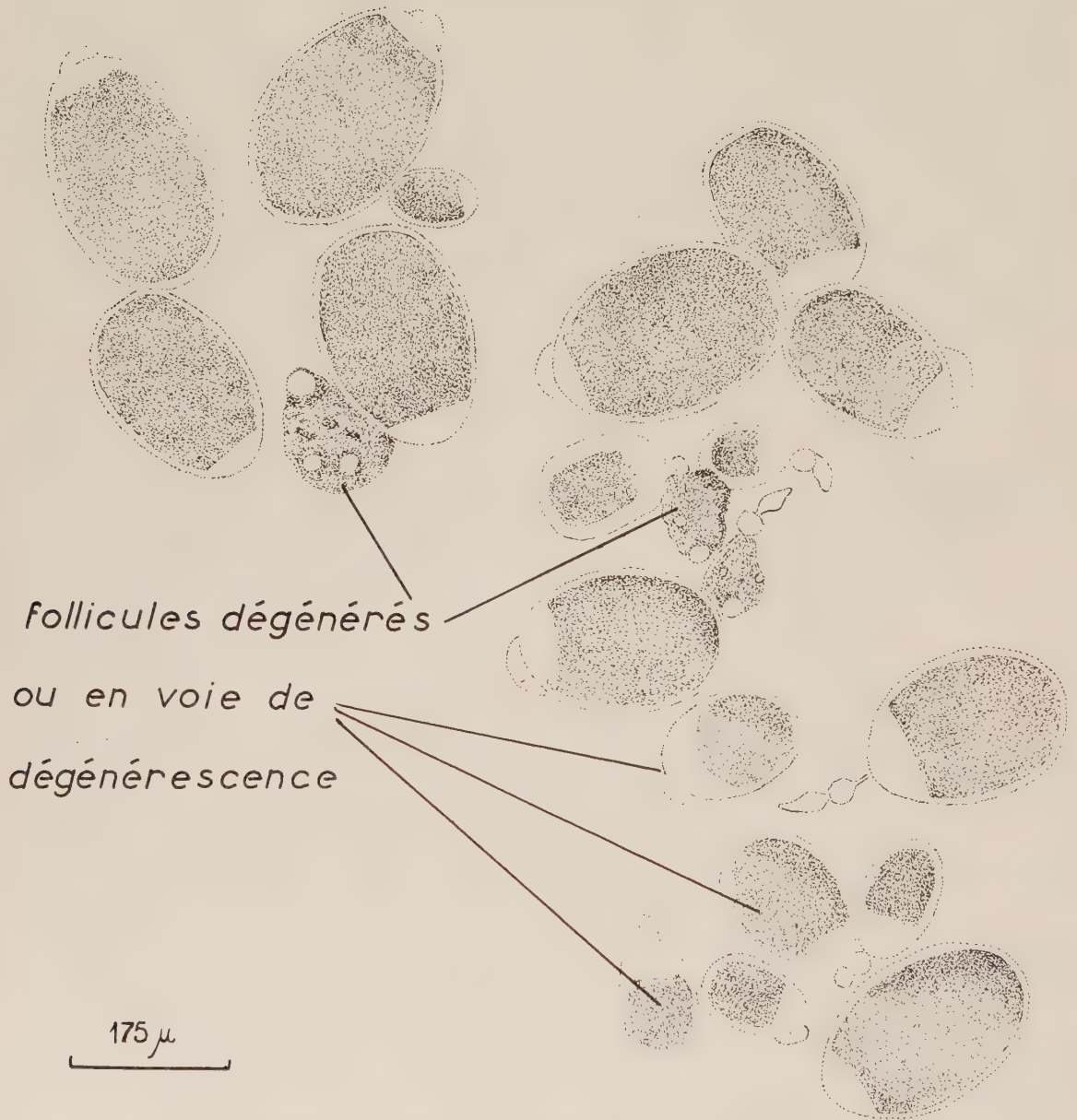


FIGURE 30. — Follicules dégénérés ou en voie de dégénérescence vus au microscope après dilacération des ovaires chez une femelle de *P. mirabilis* récoltée à Doumboula.

DETINOVA (1962). dit encore qu'en étudiant la fertilité des femelles à différents âges, elle arrive à la conclusion qu'il existe une relation directe entre l'âge de la femelle et le nombre d'ovarioles donnant des œufs normalement développés.

Selon DOLMATOVA (1949) chez les Phlébotomes un accroissement du pourcentage de follicules en dégénérescence est dû à une température défavorable, agissant directement sur la femelle, pendant une phase particulière de l'ovogénèse. Il est presque probable, écrit aussi DETINOVA (1962), que ce facteur est le plus important dans le cas des phlébotomes, quoique nier une relation entre l'âge physiologique des femelles et la proportion des follicules qui dégénèrent, soit impensable.

Les principaux facteurs invoqués comme responsables de la dégénérescence folliculaire chez les Diptères hématophages sont donc :

- l'insuffisance qualitative ou quantitative de la nourriture,
- la température,
- l'âge.

Que se passe-t-il dans le cas des phlébotomes cavernicoles et notamment de *P. mirabilis* ?

Les nombreuses dégénérescences folliculaires observées chez nos femelles d'élevage nourries à Bitorri sur *Roussettus aegyptiacus* peuvent s'expliquer par une insuffisance qualitative de la nourriture puisque *P. mirabilis* se nourrit naturellement sur Microchiroptères.

Mais comment expliquer la dégénérescence folliculaire si fréquente chez les femelles de capture récoltées à Doumboula ?

Nous ne pouvons expliquer ces phénomènes par l'âge avancé des femelles, car il nous faudrait croire que seules des vieilles femelles auraient été capturées, ceci est peu vraisemblable, puisque nos captures étaient faites en grande partie au-dessus des gîtes larvaires.

Les Microchiroptères, hôtes préférés de *P. mirabilis*, sont abondants dans cette grotte.

Nous n'avons jamais observé de microsporidies dans l'estomac.

La température est généralement de 24 °C avec des montées à 24,5 °C quand il fait très chaud à l'extérieur, tandis que l'humidité relative ne descend pas au-dessous de 91-92 %.

Conclusion.

Un bref rappel bibliographique s'impose : « L'un des faits les plus remarquables mis en évidence par les biospéléologues, écrit VANDEL (1964), réside dans la réduction des œufs pondus par les cavernicoles; ce nombre est généralement bien moindre que celui fourni par les formes épigées appartenant aux mêmes groupes. La diminution du nombre des œufs est corrélative d'une augmentation de leur taille. Plus la forme cavernicole est spécialisée, plus ce double caractère s'accroît... Il est apparu que cette « loi » se trouve vérifiée chez de très nombreux cavernicoles (CHAPPUIS, 1920; SPANDL, 1926; HNATEWYTSCH, 1929; WACHTLER, 1929; JEANNEL, 1943; VANDEL, 1958). Cette « loi » s'applique également aux représentants de la faune interstitielle (REMANE, 1951; DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, 1960) ».

Les exemples de ce phénomène existent dans des groupes zoologiques divers, tous invertébrés et ils sont suffisamment nombreux pour donner force de « loi » à ce double caractère. Nous en citerons quelques-uns afin de pouvoir mieux situer les phlébotomes cavernicoles qui nous intéressent :

- les cocons de planaires obscuricoles élevées par de BEAUCHAMP (1932) n'ont donné que 4 à 5 jeunes alors que ceux des formes de surface peuvent en renfermer au moins une quarantaine;

- « la réduction du nombre des œufs est un phénomène qui paraît général chez les Copépodes cavernicoles » (VANDEL, 1964). Nous ne citerons qu'un exemple, celui de certains Harpacticides (*Anthrocampus catherinae* et *Nitocrella subterranea*) dont le sac ovigère ne renferme que 4 à 6 œufs alors que la moyenne est de 15 à 25 œufs chez les formes de surface (ROUCH, 1961);
- chez *Bathynella natans* (Syncaride) chaque ovaire ne renferme qu'un seul œuf, très gros et riche en vitellus (CHAPPUIS, 1915). Chez *Bathynella chappuisi* (REMANE, 1951; DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, 1960) forme du milieu interstitiel, l'ovaire gauche est seul fonctionnel; dans l'ovaire droit les œufs avortent. Un seul œuf constitue chaque ponte (DELACHAUX, 1919; SIEWING, 1958);
- chez des *Bathyscinae* (Coléoptères) cavernicoles hautement spécialisés tels *Speonomus longicornis*, *Isereus serullazi*, etc.; un seul œuf est formé à la fois, il est très riche en vitellus et sa taille est énorme (GLACON-DELEURANCE, 1953, 1954...).

D'autres cas existent chez les Insectes, les Opilionides, les Palpigrades, les Aranéides, les Amphipodes, les Mollusques...

Les phlébotomes cavernicoles du Congo et notamment *P. mirabilis* que nous avons plus particulièrement étudié auraient-ils subi une évolution comparable à celle de ces cavernicoles anciens paléarctiques ?

La longueur de l'œuf, chez les Phlébotomes épigés, varie en général de 300 à 400 μm selon les espèces.

Chez *P. mirabilis* et chez *S. gigas*, nous avons relevé respectivement des longueurs variant de 380 à 420 μm et 454 à 560 μm .

Etant donné que les adultes de ces deux espèces sont nettement plus grands que ceux des espèces épigées connues, la taille des œufs de *P. mirabilis* et *S. gigas* ne peut guère être considérée comme étant vraiment supérieure à celle des œufs des autres espèces.

Par contre, chez *P. mirabilis*, la dégénérescence ovarienne et la réduction du nombre des œufs sont certaines, même si elles sont beaucoup moins spectaculaires et évidentes que chez les cavernicoles anciens.

5.3. Etude des parasites.

Chez des femelles de *P. mirabilis*, récoltées dans la grotte de Meya-Nzouari, nous avons observé, lors de nombreuses dissections, dans l'intestin postérieur et plus précisément dans l'ampoule rectale, d'abondants parasites flagellés trypanosomorphes. Ceux-ci se présentaient soit agglomérés constituant de véritables touffes sur les papilles de l'ampoule rectale, soit libres et circulant dans celle-ci.

Nous avons fait des étalements colorés au Giemsa selon la technique indiquée au début de ce travail et nous les avons adressés au Professeur GARNHAM pour étude.

Celui-ci a déterminé des formes *Leishmania*, des *Crithidia* avec de gros kinétoplastes et quelques formes de trypanosomes métacycliques du type *Trypanosoma cruzi*. Il pensait (communication personnelle) que ces flagellés provenaient de Chauves-souris insectivores.

Des frottis sanguins de *Miniopterus newtoni* récoltés à Meya-Nzouari ont été également envoyés au Professeur GARNHAM. Ceux-ci contenaient « quelques rares trypanosomes » que ce dernier a déterminés comme étant des *Trypanosoma vespertilionis*.

Plus récemment, des trypanosomes ont été trouvés chez des *Miniopterus* de la grotte de Bimbi.

Le taux de parasitisme chez *P. mirabilis* à Meya-Nzouari est très élevé. Sur 80 femelles de capture disséquées, nous en avons trouvé 47, soit 58,75 % d'infectées.

Nous donnons ci-dessous les résultats de ces dissections en fonction de l'âge physiologique (stade des ovaires) :

	Nombre de femelles				
	St. I	St. II	St. III	St. IV	St. V
Positives ..	5 (6,25 %)	8 (10 %)	10 (12,5 %)	14 (17,5 %)	10 (12,5 %)
Négatives ..	5 (6,25 %)	8 (10 %)	12 (15 %)	3 (3,75 %)	5 (6,25 %)

Dans la grotte de Doumboula, bien que la population de *P. mirabilis* soit abondante et les Minioptères également, nous n'avons jamais trouvé de femelles porteuses de tels parasites et les frottis sanguins effectués sur une trentaine de Minioptères n'ont révélé la présence d'aucun trypanosome.

L'étude de ces parasites et de leur cycle nous paraît particulièrement digne d'intérêt et nous souhaitons qu'elle puisse être réalisée dans l'avenir.

6. CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Nos recherches sur les Phlébotomes cavernicoles d'Afrique intertropicale humide nous ont permis :

- de décrire deux espèces nouvelles : *P. emilii* et *P. moucheti* ainsi que les stades préimaginaux de *P. mirabilis* et de *S. gigas*;
- et de mettre en évidence un certain nombre de données entièrement nouvelles relatives à la biologie et à l'écologie de *P. mirabilis* et de *S. gigas*.

Dans nos conclusions générales, nous allons faire une brève synthèse de ces résultats et essayer de dégager les éléments susceptibles de mieux définir la position écologique des deux espèces que nous avons particulièrement étudiées : *P. mirabilis* et *S. gigas*.

6.1. Caractères morphologiques et données biologiques propres à *Phlebotomus mirabilis*.

- *P. mirabilis* s'est révélé, au Congo, comme un spéobionte strict, ne fréquentant que les zones parfaitement obscures des grottes;
- tout son cycle se déroule dans le milieu cavernicole;
- ses larves se développent dans un milieu guano-terreux bien particulier;
- la durée de son cycle de développement est beaucoup plus longue que chez les espèces épigées et elle présente des variations de grande amplitude;
- ses adultes sont étroitement inféodés au monde des Chiroptères; les Microchiroptères sont leurs hôtes naturels et préférés; en captivité, ils peuvent se nourrir sur des Roussettes mais le cycle gonotrophique dans ce cas est très nettement perturbé; ils refusent tout autre catégorie d'hôte;
- la dysharmonie gonotrophique existe quel que soit l'hôte utilisé : Roussette ou Microchiroptère;
- cette espèce présente une réduction du nombre des œufs par rapport aux espèces épigées et une dégénérescence ovarienne fréquente;
- elle n'offre pratiquement pas de caractères morphologiques faisant preuve d'une évolution régressive à l'exception d'une certaine dépigmentation;
- sa répartition géographique en tant que cavernicole est limitée aux schisto-calcaires du Congo-Brazzaville et du Congo-Kinshasa.

6.2. Caractères morphologiques et données biologiques propres à *Spelaeophlebotomus gigas*.

- Cette espèce semble être un spéobionte moins strict que *P. mirabilis*; ses habitats sont variés; on la trouve parfois dans des zones semi-obscurées;
- elle est dépigmentée et présente une réduction des yeux;
- tout son cycle cependant se déroule dans le milieu cavernicole;
- ses larves errantes sur les rochers se développent dans un milieu beaucoup moins riche en matières organiques que celles de *P. mirabilis*;
- ses adultes ont des préférences trophiques très variées;
- la dysharmonie gonotrophique semble être de règle;
- les réactions à la lumière sont diverses suivant les populations;
- cette espèce, enfin, a une vaste répartition géographique.

6.3. Discussion.

Ces deux espèces offrent, soit en commun, soit individuellement, un certain nombre de caractères morphologiques ou biologiques propres à d'authentiques cavernicoles, à savoir :

- dépigmentation et yeux réduits;
- allongement du cycle;
- inféodation stricte au monde des grottes (= troglobie de JEANNEL).

Peut-on pour autant qualifier ces Phlébotomes de troglobies au sens de VANDEL, c'est-à-dire les considérer comme des cavernicoles « anciens », « définitivement fixés dans leur forme, dans leur physiologie et dans leur comportement » ?

Non, et pour plusieurs raisons.

Les caractères morphologiques et biologiques témoignant d'une évolution régressive sont beaucoup moins spectaculaires que chez les cavernicoles « les plus évolués » des régions paléarctiques.

S. gigas, malgré une réduction des yeux très nette, présente une variété d'habitats et d'hôtes qui témoigne d'un pouvoir d'autorégulation encore étendu et va à l'encontre d'une très haute spécialisation physiologique.

P. mirabilis vit dans les zones totalement obscures des grottes; ses adultes et ses larves ont des exigences très étroites quant à l'hôte et à l'habitat, par contre il est pauvre en caractères morphologiques typiquement cavernicoles.

Morphologiquement, *P. mirabilis* semble être un cavernicole plus « récent » que *S. gigas* mais physiologiquement il paraît être plus « ancien ». Il est possible aussi que l'inféodation de *P. mirabilis* aux Microchiroptères ait existé avant sa pénétration dans le domaine souterrain et que son étroite dépendance vis-à-vis des Chauves-souris l'ait conduit peu à peu et préparé à la vie cavernicole.

En conséquence et bien que notre étude ne soit pas exhaustive, nous croyons pouvoir affirmer que ces phlébotomes vivent en troglobies mais sont des cavernicoles encore en phase d'instabilité. L'état de troglobie ne se réalise pas en une seule étape. *S. gigas* et *P. mirabilis* présentent déjà des signes très nets d'évolution régressive et celle-ci est appelée à se poursuivre. Il conviendrait donc selon la terminologie classique de qualifier ces Phlébotomes de cavernicoles « récents ».

Mais ces termes « anciens » et « récents » sont imprécis et prêtent à confusion car ils impliquent une notion de temps (installation dans les grottes ancienne ou proche) qui ne va pas forcément de pair avec le degré d'évolution régressive.

En effet, cette évolution régressive est plus ou moins rapide suivant les espèces et il est difficile de connaître à quelle étape de leur évolution se trouvaient certains cavernicoles lors de leur pénétration dans les grottes et à quelle vitesse ils ont continué d'évoluer dans le milieu souterrain.

D'autre part, dans des régions intertropicales humides, demeurées depuis longtemps isothermiques, où le climat n'a pas changé depuis le Tertiaire, certaines espèces ont pu pousser très loin leur évolution dans le milieu extérieur et s'installer très tard dans le milieu cavernicole. LELEUP (1956) a pu écrire qu'« en Afrique, les cavernicoles ne se rencontrent point dans les grottes mais dans l'humus ». Par contre, l'écart entre les conditions climatiques du milieu souterrain et celles du milieu extérieur étant beaucoup plus réduit qu'en région paléarctique, des lignées relativement jeunes doivent pouvoir s'installer dans des grottes non pas tant pour y trouver un refuge mais parce que les conditions permettent un passage facile d'un milieu à l'autre.

Pour ces différentes raisons, à l'expression « cavernicoles récents », à laquelle une signification chronologique risque d'être donnée, nous préférons pour *P. mirabilis* et *S. gigas*, celle de « cavernicoles encore en période d'instabilité ».

En conclusion, nous souhaitons que l'étude de ces Diptères hématophages cavernicoles soit poursuivie et approfondie. Il serait particulièrement intéressant d'étudier le cycle de développement et le cycle gonotrophique en faisant varier les conditions d'expériences, ce qui permettrait notamment de mieux estimer le pouvoir d'autorégulation de ces Phlébotomes.

Bien des espoirs sont permis, puisque la phase d'instabilité, selon VANDEL, « offre le matériel le plus favorable au biospéléologue expérimentateur, car c'est à ce stade seulement que ses interventions ont quelque chance d'être couronnées de succès ».

REMERCIEMENTS.

Au terme de ce travail, nous exprimons notre profonde et sincère reconnaissance à Monsieur le Recteur PAULIAN, à Monsieur le Professeur BERGERARD et à Monsieur le Professeur DELAMARE-DEBOUTTEVILLE qui, dès le début de nos recherches, se sont intéressés à nos travaux et n'ont cessé de nous prodiguer leurs conseils éclairés et leurs encouragements.

Nos vifs remerciements vont aussi à Monsieur J.P. ADAM, Inspecteur Général de Recherches à l'O.R.S.T.O.M., à qui nous devons le meilleur de notre formation sur le terrain et notre initiation au milieu cavernicole.

Nous remercions très sincèrement de son dévouement le personnel du Laboratoire d'Entomologie Médicale du Centre O.R.S.T.O.M. de Brazzaville : MM. GEOFFROY et LEPONT, M^{me} N'GALLI-MARSALA, MM. BOUTSINDI, SAMBA, MAHOUKOU et BEMBA.

Nous exprimons enfin notre reconnaissance à M. RAGEAU, Directeur de Recherches à l'O.R.S.T.O.M., qui a bien voulu relire ce travail en vue de sa publication dans les Cahiers O.R.S.T.O.M.

Manuscrit reçu le 22 octobre 1970.

BIBLIOGRAPHIE

- ABONNENC (E.), 1956. — L'œuf et les formes pré-imaginales de deux Phlébotomes africains : *P. antennatus* var. *occidentalis* Theodor, 1933 et *P. dubius* Parrot, Mornet et Cadenat, 1945, *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, **34** (4) : 518-539.
- ABONNENC (E.), 1956. — L'œuf et les formes larvaires de trois Phlébotomes africains : *P. freetownensis sudanicus* Theodor, 1933. *P. freetownensis magnus* Sinton, 1932 et *P. schwetzi* Adler, Theodor et Parrot, 1929. *Arch. Inst. Pasteur, Algérie*, **34** (4) : 540-549.
- ABONNENC (E.), 1967. — Les Phlébotomes de l'Angola. *Publ. cult. Comp. Diamantes Angola*, **14**, XII-1967 : 57-122.
- ABONNENC (E.), LARIVIÈRE (M.) et YVINEC (M.), 1957. — Observations sur la biologie de quelques Phlébotomes de la région éthiopienne en milieu expérimental. *Ann. Parasit. hum. comp.*, **32** (1) : 173-184.

- ABONNENC (E.), ADAM (J.P.) et BAILLY-CHOUMARA (H.), 1959. — Sur trois Phlébotomes cavernicoles nouveaux de la région éthiopienne : *Phlebotomus crypticola*, *P. balmicola* et *P. somaliensis*. *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, **37** (4) : 577-590.
- ABONNENC (E.), MINTER (D.M.), 1965. — Tables d'identification bilingues des Phlébotomes de la région éthiopienne. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.* **5** : 1-63.
- ADAM (J.P.), 1961. — *Anopheles caroni* sp. n. (Diptera-Culicidae) Anophèle cavernicole nouveau de la République du Congo. *Bull. Soc. Path. exot.*, **54** : 714-717.
- ADAM (J.P.), 1962. — Un Anophèle cavernicole nouveau de la République du Congo-Brazzaville : *Anopheles (Neomyzomyia) hamoni* n. sp. (Diptera-Culicidae). *Bull. Soc. Path. exot.*, **55** : 153-165.
- ADAM (J.P.), ABONNENC (E.), 1960. — Sur *Phlebotomus renauxi* Parrot et Schwetz, 1937. Description du mâle. *Arch. Inst. Pasteur, Algérie*, **38** (4) : 527-529.
- ADAM (J.P.), BAILLY-CHOUMARA (H.) et ABONNENC (E.), 1960. — Notes écologiques sur quelques phlébotomes cavernicoles de la région éthiopienne. *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, **38** (2) : 299-303.
- ADAM (J.P.), BAILLY-CHOUMARA (H.), 1964. — Les Culicidae et quelques autres Diptères hématophages de la République de Guinée. *Bull. I.F.A.N.*, **26**, série A, (3) : 900-923.
- ADAM (J.P.), VATTIER (G.), 1964. — Contribution à l'étude biologique d'*Anopheles hamoni* Adam, 1962 (Diptera-Culicidae). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.*, **2** : 55-71.
- ADAM (J.P.), VATTIER (G.) et PAJOT (F.X.), 1964. — Dysharmonie gonotrophique chez deux *Anopheles* cavernicoles du Congo (Brazzaville). *Bull. Soc. Path. exot.*, **57** : 397-399.
- ADAM (J.P.), VATTIER (G.), 1967^a. — « Bitorri », laboratoire souterrain de l'O.R.S.T.O.M. en Afrique intertropicale (République du Congo). *Spelunca*, Mémoire **5** : 220-222.
- ADAM (J.P.), VATTIER (G.), 1967^b. — Essais réussis d'introduction d'arthropodes cavernicoles dans une grotte aménagée, au Congo (Brazzaville). *Spelunca*, Mémoire **5** : 223-225.
- ADAM (J.P.), CARON (R.) et VATTIER (G.), 1967. — Etat actuel des recherches spéléologiques en République du Congo. *Spelunca*, Mémoire **5** : 216-219.
- ADDIS (C. G.), 1945. — Laboratory rearing and life cycle of *Phlebotomus (Dampfomyia) anthophorus* Addis. *J. Parasit.* **31** : 319-322.
- ADLER (S.), THEODOR (O.), 1935. — Investigations on Mediterranean Kala azar. VIII. Further observations on Mediterranean sandflies. *Proc. Roy. Soc. London (B)*, **116** : 505-515.
- ADLER (S.), THEODOR (O.) et PARROT (L.), 1929. — Phlébotomes du Congo Belge. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **17** : 72-89.
- AMOSOVA (I.S.), 1956. — Fauna and the biology of sandflies (*Culicoides* fam. *Heleidae*) in coniferous and broad-leaf forests of the southern coastal areas (en russe). Leningrad (Thesis, Zoological Institute of the URSS Academy of Medical Sciences). (in DETINOVA, 1962, p. 38).
- BARRETTO (M.P.), 1940. — Morfologia dos ovos, das larvas e pupas do *Phlebotomus intermedius* Lutz et Neiva, 1912 (Diptera, Psychodidae). *An. Fac. Med. Univ. S. Paulo*, **16** : 91-105.
- BARRETTO (M.P.), 1942. — Contribuição para o estudo da biologia dos Flebotomos em condições experimentale. Tese de Doutorado Faculdade de Medicina Universidade de Sao Paulo Cadeira de Parasitologia, 162 pages.
- BEKLEMISHEV (W.N.), 1940. — « Gonotrophic rythms as a basic principle of the biology of *Anopheles* ». *Vop. Fiziol. Ekol. Malar. Komara*, **1** (3) (en russe) (in DETINOVA, 1962, p. 96).
- BEKLEMISHEV (W.N.), 1957. — Some general problems of the biology of blood-sucking Diptera (en russe). *Med. Parazit. (Moskva)*, **26**, 562 (in PERFIL'EV, 1968, p. 116).
- CHAGIN (K.P.), 1943. — Hibernation of malaria mosquitos in the Ivanov Oblast. (en russe). *Med. Parazit. (Moskva)*, **10** : 440 (in DETINOVA, 1962, p. 38).

- CHAPPUIS (P.A.), 1915. — « *Bathynella natans* » und ihre Stellung im System. *Zool. Jb. Abt. Systemat.*, XLIV. (in VANDEL, 1964, p. 424).
- CHAPPUIS (P.A.), 1920. — Die Fauna der unterirdischen Gewässer der Umgebung von Basol. *Archiv. Hydrobiol.* XIV. (in VANDEL, 1964, p. 423).
- COLAS-BELCOUR, 1928. — Contribution à l'étude du développement et de la biologie des formes larvaires des Phlébotomes. *Thèse*, Bayeux, P. Colas, 92 pages.
- DELACHAUX (Th.), 1919. — *Bathynella chappuisi* n. sp., une nouvelle espèce de Crustacé cavernicole. *Bull. Soc. Neuchâtel, Sci. Nat.*, 44 (in VANDEL, 1964, p. 424).
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (Cl.), 1950. — Recherches écologiques sur la microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. *Thèse*, Paris, 360 p.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (Cl.), 1960. — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. *Actual. Sci. Industr.*, n° 1280, 743 p.
- DETINOVA (T.S.), 1942. — On the biology of the genus *Aedes*. *Med. Parazit. (Moskva)*, 11 : 44 (en russe) (in DETINOVA, 1962, p. 38).
- DETINOVA (T.S.), 1949. — Physiological changes of ovaries in females of *A. maculipennis*. *Med. Parazit. (Moskva)*, 18, 410 (en russe) (in DETINOVA, p. 60).
- DETINOVA (T.S.), 1962. — Age grouping methods in *Diptera* of medical importance. *W.H.O.*, Monogr. ser., 47 : 1-216.
- DOLMATOVA (A.V.), 1942. — The life-cycle of *Phlebotomus papatasi* (en russe). *Med. Parazit. (Moskva)*, 11 : 52 (in DETINOVA, 1962, p. 38).
- DOLMATOVA (A.V.), 1946. — The autogenous development of eggs in *Phlebotomus papatasi* (en russe). *Méd. Parazit. (Moskva)*, 15 : 58 (in DETINOVA, 1962, p. 37).
- DOLMATOVA (A.V.), 1949. — Observations on the biology of sandflies in Feodosia (en russe). *Med. Parazit. (Moskva)*, 18 : 507 (in DETINOVA, 1962, p. 40 et 45).
- DOLMATOVA (A.V.), DERGACHEVA (T.I.), 1963. — Number of sandfly (*Phlebotominae*) and their turnover of it in *Rhombomys opimus* burrows. *Med. Parazit. (Moskva)*, 32 (1) : 72-77.
- DOLMATOVA (A.V.), DEMINA (A.N.A.), 1965. — Les Phlébotomes et les maladies qu'ils transmettent (en russe). *Edit. Medecine, Moscou*, 210 pages.
- DRESCO-DEROUET (L.), 1960. — Etude biologique de quelques espèces d'Araignées lucicoles et troglaphiles. *Archiv. Zool. exper. gén.*, 98 : 271-354.
- DUDICH (E.), 1932. — Biologie der Aggteleker Tropfsteinhöhle « Baradla », Ungarn. *Speleol. Monographien.*, 13 (in VANDEL, 1964, p. 24).
- DUKE (B.O.L.), CREAW (W.) et BEESLEY (W.N.), 1956. — The relationship between the size of the blood-meal taken in by *Chrysops silaceae* and the development of the microfilariae of *Loa-loa* taken in with the blood-meal. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 50 : 283.
- FALCOZ (L.), 1914. — Contribution à l'étude de la faune des microcavernes; faune des terriers et des nids, Lyon.
- FALCOZ (L.), 1923. — Biospeologica, n° 49. Pupipara (Diptera). *Arch. Zool. exp. gén.*, 61 : 521-522.
- FRANCA (C.), PARROT (L.), 1920. — Introduction à l'étude systématique des Diptères du genre *Phlebotomus*. *Bull. Soc. Path. exot.*, 13 : 695-708.
- FRANCA (C.), PARROT (L.), 1921. — Essai de classification des Phlébotomes. *Arch. Inst. Pasteur Afr. Nord*, 1 (3) : 279-284.
- GILLIES (M.T.), 1955. — The pregravid phase of ovarian development in *Anopheles funestus*. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 49, 320-325.
- GINET (R.), 1960. — Ecologie, Ethologie et Biologie de *Niphargus* (Amphipode Gammaridés hypogés). *Ann. Spéléol.*, 15.
- GLACON (S.), 1953. — Sur le cycle évolutif d'un Coléoptère troglobie, *Speonomus longicornis* Saulcy. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 236 : 2443-2445.
- GLACON (S.), 1954. — Sur le cycle évolutif de quelques *Speonomus* (Coléoptères *Bathysciinae*) cavernicoles. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 238 : 398-400.

- GLACON-DELEURANCE (S.), 1958. — Biologie et morphologie larvaire d'*Iserius serullazi* F., *Iserius colasi* Bon et *Cytodromus dapsoides* Ab. C.R. Acad. Sci. Paris, **246** : 3286-3287.
- GLACON-DELEURANCE (S.), 1959. — Contribution à l'étude des Coléoptères troglobies. Sur la biologie des *Bathysciinae*. Ann. Spéléol. **14**.
- GLUKHOVA (V.M.), 1958. — Gonotrophic cycle of *Culicoides* in the Karelian ASSR (en russe). Parazit. Sbornik zool. Inst. Akad. Nauk. S.S.S.R., **18**, 239, (in DETINOVA, 1962, p. 38).
- HERTIG (M.), JOHNSON (P.T.), 1961. — The rearing of *Phlebotomus* sandflies (Diptera Psychodidae). I. Technique. Ann. ent. Soc. America, **54** (6) : 753-764.
- HESSE (R.), 1924. — Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. G. Fischer. Jena (in VANDEL, 1964, p. 24).
- HEUTS (M.J.), 1952. — Ecology, variation and adaptation of the blind cave fish, *Caecobarbus geertsi* Boulenger. Ann. Soc. Zool. Belgique, **82**.
- HEUTS (M.J.), LELEUP (N.), 1954. — La géographie et l'écologie des grottes du Bas-Congo. Les habitats de *Caecobarbus geertzi* Boulenger. Ann. Mus. R. Congo Belge, Sci. Zool., **35**.
- HNATENWYTSCH (B.), 1929. — Die Fauna der Erzgruben von Schneeberg in Erzgebirge. Zool. Jb. Abt. Systemat. **56**. (in VANDEL, 1964, p. 423).
- HOOGSTRAAL (H.), 1960. — *Ornithodoros (Reticulinasus) faini* n. sp. (Ixodoidea-Argasidae) from Congo fruit bats, *Roussettus leachi* (Smith). Rev. Zool. Bot. afr., **62** : 358-372.
- HOSOI (T.), 1954. — Egg production in *Culex pipiens pallens* Coquillett. III. Growth and degeneration of ovarian follicles. Jap. J. med. Sci. Biol., **7** : 111.
- JAKOBI (H.), 1954 : Biologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik von *Bathynella natans* Vejd. Zool. Abt. Systemat. LXXXIII. (in VANDEL, 1964, p. 438).
- JEANNEL (R.), 1943. — Les fossiles vivants des cavernes, Ed. Gallimard, 321 p.
- JOBLING (B.), 1954. — *Streblidae* from the Belgian Congo, with a description of a new genus and three new species (Diptera). Rev. Zool. Bot. afr., **50** : 89-115.
- JOBLING (B.), 1955. — New species of *Raymondia* from the Belgian Congo (Diptera-Streblidae). Rev. Zool. Bot. afr., **51** : 208-211.
- JOHNSON (P.T.), HERTIG (M.), 1961. — The rearing of *Phlebotomus* sandflies (Diptera : Psychodidae). II. Development and behaviour of Panamanian sandflies in laboratory culture. Ann. ent. Soc. America, **54** (6) : 764-776.
- JOSEPH (G.), 1882. — Systematisches Verzeichnis der in den Tropfsteingrotten von Krain einheimischen Arthropoden nebst Diagnosen der vom Verfasser entdeckten und bisher noch nicht beschriebenen Arten. Berlin ent. Z., XXV. (in VANDEL, 1964, p. 24).
- KAMALOV (N.G.), 1937. — The Biology of the sandflies of Georgia. — *Candidate's Thesis*, Tiflis, 1-200. (in PERFIL'EV, 1968, p. 103).
- KIRK (R.), LEWIS (D.J.), 1951. — The *Phlebotominae* of the Ethiopian region. Trans. R. ent. Soc. Lond., **102** : 383-510.
- KIRK (R.), LEWIS (D. J.), 1952. — Some Ethiopian *Phlebotominae*. Ann. trop. Med. Parasit., **46** : 337-350.
- KOGAI (E.S.), 1958. — *Phlebotomus pavlovskyi* Perf, in the Nura-Tau caves of the Samar-kand region. Med. Parazit. (Moskva) **2** : 683-686.
- KOZHEVNIKOV (G.A.), 1903. — Observations on the biology of *Anopheles* collected by the Voronezh malaria expedition, Moscow. Collected works on the study of malaria in Russia, p. 69 (en russe) (in DETINOVA, 1962, p. 14).
- KOZHEVNIKOV (P.V.), DOBROTVORSKAYA (N.V.) et LATYSHEV (N.I.), 1947. — The Study of Cutaneous Leishmaniasis, 1-371, Moskva, Medgiz. (in PERFIL'EV, 1968; pp. 101 et 103).
- KRIVOSHEINA (N.P.), 1957. — On the autogenous maturation of ovaries in female *Culicoides* (en russe). Med. Parazit. (Moskva). **26**, suppl. au n° 1, p. 53 (in DETINOVA, 1962, p. 38).

- LATYSHEV (N.I.), SHOSHINA (M.A.), CHERNYSHEV (V.I.) et GRIGOR'YAN (M.M.), 1947. — Cutaneous Leishmaniasis in the Mountains of Tadzhikistan. In *Parazitologiya i transmissivnye bolezni*, 7-8, Moskva. (in PERFIL'EV, 1968, p. 103).
- LELEUP (N.), LIPS (M.), 1950. — Un Anophèle cavernicole nouveau du Katanga : *Anopheles rodhaini* n. sp. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **43** : 303-308.
- LELEUP (N.), 1952. — Un Anophèle cavernicole nouveau du Kibali-Ituri : *Anopheles faini* n. sp. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **46** : 151-158.
- LELEUP (N.), 1956. — La faune cavernicole du Congo Belge et considérations sur les Coléoptères reliques d'Afrique intertropicale. *Ann. Mus. R. Congo Belge*. Tervuren (Belgique). *Sci. biol.*, **46**.
- LELEUP (N.), 1965. — La faune entomologique cryptique de l'Afrique Intertropicale. *Ann. Mus. R. Afrique Centrale*. Tervuren, *Sci. zool.*, **141**, 1-186.
- LERUTH (R.), 1939. — La biologie du domaine souterrain et la faune cavernicole de la Belgique. *Mém. Mus. R. Hist. nat. Belgique*, **87**.
- LEWIS (D.J.), KIRK (R.), 1954. — Notes on the *Phlebotominae* of the Anglo-Egyptian Sudan. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **48**, (1) : 33-45.
- LINDQUIST (A.W.), 1936. — Notes on the habits and biology of a sandfly, *Phlebotomus diabolicus* Hall in Southwestern Texas. *Proc. ent. Soc. Washington*, **38** : 29-32.
- MARETT (P.J.), 1913. — The *Phlebotomus* flies of the Maltese Islands. *J. R. Army Med. Corps*, **20** : 162-171.
- MARETT (P.J.), 1910. — Preliminary report on the investigation into the breeding places of the sand-fly in Malta. *J. R. Army. Med. Corps*, **15** : 286-291.
- MARETT (P.J.), 1915. — The bionomics of the Maltese Phlebotomi. *Brit. Med. J.*, **2** : 172-173.
- MARKOVICH (N.Y.), 1951. — Fertility of *A. bifurcatus* and its changes under the influence of environmental conditions (en russe). *Med. Parazit. Moskva*, **20** : 50 (in DETINOVA, 1962, p. 41).
- MARTEL (E.A.), 1894. — *Les Abimes*, Delagrave, Paris.
- MARTINS (A.V.), SOUZA (M.A. de) et SILVA (J.E. da), 1961. — Estudos sobre os flebotomos do Estado de Minas Gerais. II. Descrição do macho e redescricao da fameia da « *Lutzomyia cavernicola* » (Costa Lima, 1932) (*Diptera, Psychodidae*). *Rev. Brasil. Biol.*, **21** (2) : 225-232.
- MARTINS (A.V.), FALCO (A.D.) et SILVA (J.E. da), 1961. — Estudos sobre os flebotomos dos Estado de Minas Gerais. III. Descrição da « *Lutzomyia appendiculata* » sp. n. (*Diptera, Psychodidae*). *Rev. Brasil. Biol.*, **21** (3) : 297-300.
- MARTINS (A.V.), SOUZA (M.A.) et FALCAO (A.L.), 1962. — Estudos sobre os flebotomos do Estado de Minas Gerais. IV. Descrição de duas novas especies de subgenero « *Lutzomyia* » Franca, 1924 (*Diptera, Psychodidae*). *Rev. Brasil. Biol.*, **22** (1) : 39-46.
- MARTINS (A.V.), FALCAO (A.L.) et SILVA (J.E. da), 1964. — Estudos sobre os flebotomos do Estado de Minas Gerais. VI. Descrição de « *Lutzomyia termitophila* » sp. n. e « *Lutzomyia cipoensis* » sp. n. (*Diptera - Psychodidae*). *Rev. Brasil. Biol.*, **24**, (3) : 309-315.
- MATTINGLY (P.F.), 1945. — Notes on Ethiopian *Uranotaenia* (*Diptera, Culicidae*) with a description of a new species. *Proc. R. Ent. Soc. London*, **23**, part. 9-19 : 167-171.
- NICHOLSON (A.J.), 1921. — The development of the ovary and ovarian eggs of the mosquito *A. maculipennis* Meig. *Quart. J. micr. Sci.*, **65** : 395.
- PARROT (L.), SCHWETZ (L.), 1937. — Phlébotomes du Congo Belge. VI. Trois espèces et une variété nouvelles. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **29**, (3) : 221-228.
- PARROT (L.), WANSON (M.), 1938. — Phlébotomes du Congo Belge. VIII. Sur le mâle de *Phlebotomus gigas*. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **31** : 153-156.

- PARROT (L.), WANSON (M.), 1939. — Phlébotomes du Congo Belge. IX. *Phlebotomus* (*Prophlebotomus*) *mirabilis* n. sp. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **32** : 149-153.
- PARROT (L.), WANSON (M.), 1946. — Notes sur les Phlébotomes. LIII. Sur *Phlebotomus gigas* et sur *Phlebotomus mirabilis*. *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, **24** (2) : 143-152.
- PERFIL'EV (P.P.), 1968. — Fauna of the U.S.S.R. Diptera. *Phlebotominae* (Sandflies); vol. III, n° 2. *Academy of Sciences of the U.S.S.R.* [Translated from Russian.] Published by the Israel program for scientific translations, 363 p.
- POLOVODOVA (V.P.), 1947. — Age changes in the female reproductive system of *Anopheles* and age composition of mosquito populations (en russe). Rostov-on-Don (*Thesis*). (in DETINOVA, 1962, p. 40).
- PROKOFIEVA (K.K.), 1957. — Gonotrophic cycle of blood-feeding sandflies of Eastern Siberia (en russe). *Zool. Z.*, **36**, 1831, (in DETINOVA, 1962, p. 38).
- QUATE (L.W.), 1962. — The *Psychodidae* of Batu Caves, Malaya. *Pacific Insects*, **4** : 219-234.
- QUATE (L.W.), 1965. — A taxonomic Study of Philippine Phlebotomines (*Diptera* : *Psychodidae*). *J. Med. ent.*, **2** (1) : 17-37.
- QUATE (L.W.), FAIRCHILD (G.B.), 1961. — *Phlebotomus* sandflies of Malaya and Borneo. *Pacific Insects*, **3**, (2-3) : 203-222.
- QUTUBUDDIN, 1961. — A description of the hitherto unknown female of « *Phlebotomus darlingi* » Lewis et Kirk. Notes on the male. *An. Magaz. Nat. Hist.* **4** (13) : 51-54.
- RACOVITZA (E.G.), 1907. — Essai sur les problèmes biospéléologiques. *Biospeleologica*, I. *Arch. Zool. exper. génér.*, **6**, (4) : 371-488.
- RAYNAL (J.), 1937. — Contribution à l'étude des Phlébotomes de la Chine du Nord. *Arch. Inst. Pasteur Indochine*, **24** (1) : 37-99.
- REMANE (A.), 1951. — Die Besiedlung des Sandbodens in Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Oekologie. *Verh. dtsch. Zool. Gesellsch.* (in VANDEL, 1964, p. 424).
- RONDANI (A.C.), 1843. — Species italioae generis Hebotomi, RNDN, ex insectis dipteris : Fragmentum septimum ad inserviendam dipterologiam italicam. *Ann. Soc. ent. Fr.*, **1** : 263-268.
- ROUBAUD (E.), COLAS-BELCOUR (J.), 1927. — Recherches biologiques sur les Phlébotomes de la Tunisie du Nord. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, **16** : 59-80.
- ROUCH (R.), 1961. — Le développement et la croissance des Copépodes Harpacticides cavernicoles (Crustacés). *C.R. Acad. Sci. Paris*, **252** : 4062-4064.
- ROY (D.N.), 1936. — On the role of blood in ovulation in *Aedes aegypti*. *Bull. Ent. Res.*, **27** : 423.
- RUBTZOVA (I.A.), 1936. — Biology and ecology of black flies (*Simuliidae*) in Eastern Siberia. *Parazit. Sbor. zool. Inst. Akad. Nauk. S.S.S.R.*, **6** : 169. (in DETINOVA, 1962, p. 38).
- RUBTZOVA (I.A.), 1955. — Changes in the activity of blood-sucking gnats in relation to the gonotrophic cycle. *Tr. Zool. Inst. Akad. Nauk. S.S.S.R.*, **11** : 353, (en russe) (in DETINOVA, 1962, p. 38).
- RUBTZOVA (I.A.), 1956. — Fauna of the U.S.S.R. Insecta, Diptera. *Simuliidae*. Moscow, Publishing House U.S.S.R. Acad. Sci., **6**, 6 (en russe) (in DETINOVA, 1962, p. 38).
- SCHINER (J.R.), 1854. — Fauna der Adelsberger, Lueger und Magdalener Grotte, in A. SCHMILD, die Grotten und Höhlen von Adelsberg, Lueg, Planina und Laas. Wien, Braunmüller, (in VANDEL, 1964, p. 24).
- SCHIÖDTE (J.C.), 1849. — Specimen Faunae subterraneae. Bidrag til den underjordiska Fauna. Kjöbenhavn; (in VANDEL, 1964, p. 23).
- SELLA (M.), 1920. — Relazione della campagna antianofelica di Fiumicino (1919) con speciale riguardo alla biologia degli Anofeli ed agli Anofeli infecti. *Ann. Igiene*, **30**, Supplemento 85.

- SHEVCHENKO (F.I.), 1929-1930. — The external morphology of sandfly larvae (*P. papatasi*, *P. chinensis*, *P. sergenti*). *Meditsinskaya Mysl'Uzbekistana i Turkmenistana*, n° 7/8, 67-83. (in PERFIL'EV, 1968, p. 103).
- SIEWING (R.), 1958. — Syncarida. Bronn's. Klassen Ordnungen Tierreichs. V.; Abt. 1; 4, Buch; Teil II. (in VANDEL, 1964, p. 424).
- SOKOLOV (N.P.), TARVIT (I.A.), 1934. — The cold resistance of *Phlebotomus*. *Byulleten' Uziem*, 1 : 27-32 (in PERFIL'EV, 1968, p. 104).
- SPANDL (H.), 1926. — Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. *Speläol. Monogr.* XI. (in VANDEL, 1964, p. 423).
- SUDIA (W.D.), CHAMBERLAIN (R.W.), 1962. — Battery operated light traps : an improved model. *Mosq. News*, 22 : 126-129.
- SWELLENGREBEL (N.M.), 1929. — La dissociation des fonctions sexuelles et nutritives (dissociation gonotrophique) d'*Anopheles maculipennis* comme cause du paludisme dans les Pays-Bas et ses rapports avec « l'infection domiciliaire ». *Ann. Inst. Pasteur*, Paris, 43 : 1371-1389.
- THEODOR (O.), 1948. — Classification of the Old World species of the subfamily *Phlebotominae* (Diptera Psychodidae). *Bull. ent. Res.*, 39 : 85-115.
- THIENEMANN (A.), 1926. — Die Binnengewässer Mitteleuropas. Die Binnengewässer, Bd. I., Stuttgart (in VANDEL, 1964, p. 24).
- UNSWORTH (K.), GORDON (P.M.), 1946. — The maintenance of a colony of *Phlebotomus papatasi* in Great Britain. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 40 : 219-227.
- VANDEL (A.), 1958. — Sur l'édification de logettes de mue et de parturition chez les Iso-podes terrestres et sur certains phénomènes de convergence observés dans le comportement des animaux cavernicoles. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 247 : 1538-1540.
- VANDEL (A.), 1964. — *Biospéléologie*, Ed. Gauthier-Villars, Paris, 619 pages.
- VATTIER (G.), 1964. — *Dasyhelea adami* n. sp. (Diptera-Ceratopogonidae); morphologie et biologie. *Bull. Soc. Path. exot.*, 57 : 1159-1177.
- VATTIER (G.), 1966 a). — Contribution à l'étude biologique des Phlébotomes troglobies des grottes du Congo-Brazzaville. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 262, série D : 1725-1728.
- VATTIER (G.), 1966 b). — *Phlebotomus emilii*, espèce nouvelle découverte dans la grotte de Doumboula près de Loudima au Congo-Brazzaville. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 262, série D : 1640-1641.
- VATTIER (G.), ADAM (J.P.), 1966. — Les *Ceratopogonidae* (Diptera) des grottes de la République du Congo (Brazzaville). *Ann. Spéléol.*, 21 (3) : 711-773.
- VATTIER-BERNARD (G.), 1967. — Sur deux espèces de Phlébotomes d'une grotte du Congo-Brazzaville. Description de *Phlebotomus* (*Prophlebotomus*) *bembai* n. sp. Complément à la description de *P. (P.) emilii* Vattier, 1966. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.*, V (4) : 283-290.
- VATTIER-BERNARD (G.), 1968 a). — Contribution à la connaissance morphologique des imagos de *Phlebotomus emilii* Vattier, 1966 (Diptera Psychodidae), espèce cavernicole du Congo-Brazzaville. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Ent. méd.*, VI (2) : 119-125.
- VATTIER-BERNARD (G.), 1968 b). — Elevage de *Phlebotomus schwetzi* Adler, Theodor et Parrot, 1929 (Diptera Psychodidae), au Congo-Brazzaville. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.*, VI (2) : 127-137.
- VATTIER-BERNARD (G.) et ABONNENC (E.), 1967. — *Phlebotomus moucheti* (Diptera Psychodidae) espèce nouvelle récoltée dans les grottes au Cameroun et en République Centrafricaine. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd.*, vol. V (2) : 67-70.
- VATTIER-BERNARD (G.) et ADAM (J.P.), 1969. — Connaissances actuelles sur la répartition géographique des Phlébotomes cavernicoles africains. Considérations sur l'habitat et la biologie *Ann. Spéléol.*, 24 (1) : 143-161.
- VOLKOVA (N.V.), 1950. — Some data on the developmental cycle of Crimean sandflies. *Trudy Voenno-Morskoi Meditsinskoi Akademii*, 22, 31-54. (in PERFIL'EV, 1968, p. 103).

- WÄCHTLER (W.), 1929. — Anatomie und Biologie der augenlosen Landlungenschnecke *Caecilioides acicula* Müll. *Z. Morphol. Oekol. Tiere*, **XIII** (in VANDEL, 1964, p. 419).
- WANSON (M.) et LEBIED (B.), 1946. — L'habitat des Phlébotomes cavernicoles de Thysville (Congo Belge). *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, **24** (2) : 153-156.
- WITTINGHAM (H.E.) et ROOK (A.F.), 1922. — Demonstration of the life-history of *Phlebotomus papatasi* and its maintenance in captivity. *Trans. Roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, **16** : 262-266.
- WITTINGHAM (H.E.) et ROOK (A.F.), 1923. — Observations on the life-history and biometrics of *Phlebotomus papatasi*. *Brit. Med. J.*, n° 3285, 1144-1154.
- WOKE (P.A.), 1937. — Comparative effects of the blood of different species of vertebrates on egg-production of *Aedes aegypti*, *L. Amer. J. trop. Med.*, **17** : 729.

